ORSAY
n° d'ordre

UNIVERSITE DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée
pour obtenir le grade
de

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Jacques SERRIER

Comportement électrique des Mormyridae (Pisces) Electrogénèse en réponse à un signal exogène

soutenue le 17 DECEMBRE 1982 devant la commission d'examen

Monsieur V.BLOCH
Monsieur J.DAGET
Monsieur A.HUGELIN
Monsieur J.MEDIONI
Monsieur T.SZABO

Monsieur P.MOLLER invité

ORSAY
n° d'ordre

UNIVERSITE DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée
pour obtenir le grade
de

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Jacques SERRIER

Comportement électrique des Mormyridae (Pisces) Electrogénèse en réponse à un signal exogène

soutenue le 17 DECEMBRE 1982 devant la commission d'examen

Monsieur V.BLOCH
Monsieur J.DAGET
Monsieur A.HUGELIN
Monsieur J.MEDIONI
Monsieur T.SZABO

Monsieur P.MOLLER invité

Les travaux présentés dans ce mémoire
ont été réalisés au
Département de Physiologie sensorielle
du Laboratoire de Physiologie Nerveuse du
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Ils ont pu être réalisés grâce à des équipements DRME, CNRS ATP et RCP. Le recueil des données de terrain a dépendu de l'aide fournie par l'ORSTOM et le KLRI et de la collaboration avec une équipe soutenue par des fonds de la CUNY, de la National Geographic Society, l'American Philosophical Society et l'Explorers Club.

Mes remerciements vont en premier lieu aux membres du Jury qui ont bien voulu consacrer une part de leur temps à examiner ce travail et à le juger.
A Messieurs les Professeurs Vincent BLOCH, André HUGELIN et Jean MEDIONI qui ont du pénétrer l'univers des poissons électriques, j'exprime toute ma reconnaissance.
Au professeur Jacques DAGET déjà au fait des poissons électriques, j'exprime ma reconnaissance d'avoir bien voulu s'intéresser à la neurophysiologie sensorielle.
Pour le Docteur Thomas SZABO et le professeur Peter MOLLER, le sujet est beaucoup plus familier, et c'est surtout pour les sentiers de recherche que nous avons parcourus ensemble que je tiens à leur exprimer ma gratitude.

Mes remerciements vont également aux membres du Département et du Laboratoire de Gif qui m'ont apporté leur conseil et leur aide et supporté durant la réalisation des travaux présentés dans ce mémoire.

Sommaire du fascicule texte

SOMMAIRE

INTRODUCTIONS

Ia-> Vecteurs de communication : Espace et Temps.....p. 1
Ib-> Les poissons électriques et leur système électrosensoriel...p. 3
Ic-> Caractéristiques de la famille des Mormyridés.....p. 5
Id-> Système électrosensorimoteur et comportement des Mormyridés.p. 6
Id1-> Structure du système électrosensoriel.....p. 7
Id2-> Rôles du système électrosensorimoteur.....p. 9
Ie-> Analyse critique des méthodes et travaux expérimentaux sur la communication sociale chez les Mormyridés.....p. 11
If-> Présentation des travaux.....p. 16

PREMIERE PARTIE : OBSERVATIONS

IIa-> Observations et Analyses en Milieu Naturel.....p. 19
IIa1-> Conditions de milieu .....p. 21
IIa2-> Distribution spatio-temporelle des mormyres.....p. 23
IIa3-> Rythmes d'activité électriques des Résidents.....p. 25
IIa4-> Interactions électriques entre résidents et intrus...p. 27
IIa5-> Remarques sur les données comportementales.....p. 31

IIb-> Analyses en Milieu Expérimental
IIb1-> Aperçus sur les rythmes d'activités électriques.....p. 33
IIb2-> Analyses de la rythmicité de la décharge.....p. 36
IIb3-> Méthodes statistiques utilisables.....p. 42

SECONDE PARTIE : EXPERIMENTATIONS

IIIa-> Matériel et méthodes
IIIa1-> Matériel biologique.....p. 45
IIIa2-> Stockages du matériel biologique.....p. 47
IIIa3-> Enceintes expérimentales.....p. 48
IIIa4-> Procédures pré-expérimentales.....p. 50
IIIa5-> Conditions de milieu.....p. 51
IIIa6-> Acquisition et traitement des données temporelles..p. 51
IIIa7-> Aperçu sur les données comportementales motrices...p. 52
IIIa8-> Procédures de stimulation.....p. 53
IIIa9-> Critères de réponses.....p. 54
IIIa10-> Utilisation des données.....p. 55

IIIb-> Aspects Qualitatifs : Répertoire des Réponses.....p. 57
IIIb1-> Etablissement du répertoire.....p. 57
IIIb2-> Réponses du premier ordre.....p. 59
IIIb3-> Réponses du second ordre et composites.....p. 61
IIIb4-> Variabilité du répertoire chez les mormyres.....p. 63
IIIb5-> Remarques sur le répertoire.....p. 64

IIIc-> La Réponse Directe.....p. 67
IIIc1-> Conditions d'obtention et fréquence.....p. 67
IIIc2-> Latence de réponse et commande spinale.....p. 68
IIIc3-> Discussion.....p. 69

IIId-> La Réponse Echo.....p. 73
IIId1-> Conditions d'obtention.....p. 74
IIId2-> Seuils.....p. 75
IIId3-> Latences des réponses.....p. 77
IIId4-> Analyse comparative des réponses.....p. 79
IIId5-> Evolution temporelle des réponses.....p. 82
IIId6-> Discussion.....p. 83

IIIe-> Les Réponses Rapides.....p. 91
IIIe1-> Conditions d'obtention.....p. 91
IIIe3-> Latences.....p. 93
IIIe4-> Discussion.....p. 95

IIIf-> Les Réponses de Régularisation.....p. 99
IIIf1-> Conditions d'obtention.....p. 99
IIIf2-> Périodes et durées de régularisation.....p.100
IIIf3-> Discussion.....p.102

IIIg-> La Réponse par Décalage.....p.105
IIIg1-> Conditions d'obtention.....p.105
IIIg2-> Discussion.....p.106

IIIh-> La Réponse par Pause.....p.109

IIIh1->La réponse par pause immédiate.....p.110
IIIh1a-> Conditions d'obtention.....p.110
IIIh1b-> Durée de la pause.....p.111
IIIh1c-> Discussion.....p.113

IIIh2-> La Réponse de Pause Différée.....p.114
IIIh2a-> Conditions d'obtention.....p.115
IIIh2b-> Durée des Pauses.....p.117
IIIh2c-> Discussion.....p.117

TROISIEME PARTIE : REMARQUES ET CONCLUSION.....p.119

RESUME.....p.125

ANNEXES.....p.130

INTRODUCTIONS

CHAPITRE I

Ia Vecteurs de communication :Espace et Temps

Si la base de la vie d'un organisme est le transfert d'informations génétiques, sa survie dépend uniquement de ses capacités d'échanges informatiques.
Tous les systèmes informatifs sont fondés sur l'universel Vecteur espace/temps. Une fois franchi l'échelon particulaire, deux composantes apparaissent l'une matérielle, l'autre temporelle. Les mécanismes informatifs basés sur les propriétés spatiales des messages (vecteurs) sont à l'origine de la vie. Au delà de l'échelon moléculaire, si la réalisation de messagers structuraux internes a permis la complexification de l'organisme, ce sont principalement les utilisations des propriétés ondulatoires du milieu environnant qui ont permis aux organismes de s'adapter et d'évoluer. Les messages ondulatoires, donc temporels, ont affranchi l'organisme des contraintes qu'impose le déplacement de matière sous forme d'un messager moléculaire.

Apparus très tôt au cours de l'Evolution, les senseurs périphériques se sont spécialisés pour analyser tous les phénomènes ondulatoires locaux (thermiques, électrochimiques) ou propagés (mécaniques, électromagnétiques). La plupart des senseurs biologiques utilisent les propriétés élastiques du milieu environnant et couvrent la plus grande partie du spectre des ondes vibratoires matérielles.
Il en va différemment avec le spectre électromagnétique. Sur les 18 magnitudes de l'échelle, seule les deux magnitudes

correspondant aux radiations lumineuses sont utilisées par presque tous les organismes vivants. Pour les longueurs d'ondes les plus courtes (<10-8m), un senseur multimoléculaire ne peut pas varier d'état. Mais pour les longueurs d'ondes plus longues (>10-5m), alors que la période moléculaire est atteinte, aucun senseur biologique ne s'est développé.
Seule une analyse indirecte a pu évoluer à partir des propriétés structurales et fonctionnelles des membranes. Ces capacités de la membrane à transférer sélectivement des ions ont permis l'évolution du système nerveux mais également l'apparition de détecteurs sensibles àun champ électromagnétique. Des détecteurs se sont spécialisés dans les composantes du champ électromagnétique. Les détecteurs électrosensibles se sont développés périphériquement, au contraire des détecteurs magnétosensibles. Chez les vertébrés, ces détecteurs se sont associés au systéme nerveux et ont permis l'apparition d'une nouvelle modalité sensorielle : le sens électrique.

Sur un second plan de l'Evolution, l'existence de senseurs spécialisés a déterminé l'apparition d'émetteurs utilisant la propriété physique vibratoire correspondante.
La communication entre organismes disposant d'un arsenal comparable de senseurs/émetteurs est apparue avec le contrôle de l'émetteur par l'organisme.
Alors que la communication par ondes matérielles s'est très largement développée, celle par ondes électromagnétiques n'a pu réellement se développer qu'avec des procédés indirects. C'est en utilisant des caractéristiques spatiales associées aux propriétés ondulatoires que la communication visuelle a pu se développer au delà du flash électroluminescent. Par contre dans la communication électrique, l'impossibilité d'utiliser des caractéristiques spatiales renforçant les propriétés du champ électrique ont déterminé l'apparition de mécanismes temporels souvent comparables à ceux qui accompagnent les communications par vibrations.

Ainsi l'existence chez certains vertébrés d'une électrosensibilité associée à la présence d'une production électrique spécialisée et distincte des activités électriques de fond (fonctionnement neuro-musculaire) est une illustration unique d'une adaptation sensori-motrice spécialisée.

Ib Les Poissons électriques et leur système électrosensoriel

Sur l'ensemble des Phylums constituant les vertébrés inférieurs, l'existence d'une sensibilité à l'électricité a été détectée, ou supposée anatomiquement plausible, dans la plupart des groupes. Mais seules certaines espèces ont la possibilité d'une electrogenèse fonctionnnelle. Elles appartiennent à sept familles distinctes, marines ou dulcaquicoles des deux ordres des Sélaciens et des Téléostéens.

Schématiquement leur système est électrosensorimoteur et possède, outre les mécanismes de production d'un champ électrique et sa commande, une partie sensorielle spécialisée dans la détection de champs électriques variables ou continus. Ces entrées sensorielles attaquent de façon plus ou moins complexe selon les espèces, des centres électriques spécialisés du cerveau qui vont de quelques cellules (paire d'électromotoneurones du Malaptérure) à un nombre considérable (lobe électrique de la Torpille). A chaque individualisation familiale d'un système électrique correspond un développement particulier, mais on trouve parfois des éléments de convergence évolutive assez étonnante.

Le système comprend cependant les trois éléments constitutifs d'un ensemble sensorimoteur spécialisé : une partie sensorielle, un contrôle central et une partie motrice.

La partie sensorielle est basée sur des récepteurs électrosensibles, plus ou moins individualisés et qui ont apparemment évolués à partir du système spécifique de la ligne latérale. Ces récepteurs, cellules sensorielles secondaires, sont rassemblés dans des organes cutanés. Les organes comprennent une ou plusieurs cellules excitables, structurées et enveloppées d'un tissu de soutien. L'ensemble péripherique est le plus souvent limité à des zones cutanées particulières et proches du système latéral dont il dérive (région céphalique des canaux, surface du corps). Il est cependant absent des zones appendiculaires. Les informations périphériques sont transmises par des ensembles de neurones sensitifs groupés ou non de manière spécifique, et appartenant à des rameaux de nerfs de la ligne latérale. Les centres électrosensoriels restent encore incomplètement connus, quoique bien explorés chez les poissons à faible décharge, alors qu'au contraire la localisation et la morphologie des centres de la commande électromotrice ont été particulièrement bien étudiés au cours des vingt-cinq dernières années (131,137-8,311-23,325).

Les centres de commande régulent le fonctionnement de motoneurones spécialisés, les électromotoneurones qui eux-même déclenchent la mise à feu des éléments électrogènes, les électroplaques. D'origine myoblastique (sauf dans une famille), les électroplaques sont regroupés en organes électriques bien localisés (Torpille, Raie, Astroscopus, Mormyre) ou réparties sur la plus grande partie du tronc de l'animal (Gymnote, Malaptérure).

Les organes électriques délivrent une décharge électrique résultant de la dépolarisation synchrone des électroplaques. Cette décharge est d'amplitude et de forme variable : à un groupe de poisson à forte décharge intermittente (Torpille, Astroscope, Malaptérure) s'oppose un ensemble de poissons à décharge faible où le signal est émis de façon continue (certains Gymnotes, Gymnarque) ou impulsionnelle (autres Gymnotes, Raies, Mormyres). Ce sont ces mormyres à faible décharge impulsionnelle et à la rythmicité variable qui ont été choisis pour une étude de la communication électrique.

Ic Caractéristiques de la famille des Mormyridés

Les mormyridés forment un groupe familial très largement répandu sur le continent Africain. Ils peuplent tous les grands bassins fluviaux de l'Afrique et ne sont absents que des fleuves côtiers de l'Afrique occidentale et du sud. Cette pandémie continentale révèle une faculté d'adaptation évolutive importante avec des formes locales spécifiques des différents régimes climatiques. Une masse de populations importantes, mais spécifiquement peu diversifiée, caractérise les cours d'eau sahéliens (Sénégal, Niger, Chari, Nil). Au contraire les zones équatoriales (Congo et bassins annexes) présentent une grande variété spécifique associée à des populations moins étendues. Dans certains milieux (par exemple l'Ivindo) on trouve des populations endémiques très spécialisées mais morphologiquement peu diversifiées. La plupart des espèces présentent peu d'adaptations locomotrices et conservent la morphologie classique d'un ostariophysaire. Par contre, chez toutes les espèces, on retrouve des caractéristiques sensorielles évoluées et spécialisées qui sont associées à un développement cérébral unique chez les téléostéens.

On constate une spécialisation visuelle pour permettre une

vision efficace pour des intensités lumineuses extrêmement faibles et adaptée aux eaux colorées ou chargées de particules(357b). Le système labyrinthique est très développé (266). Les mormyres présentent un système acoustique très différencié avec une bulle tympanique distincte du système de la vessie natatoire et qui est associé à des modifications osseuse du crâne (266). Ils sont également capables d'émettre des sons et possédent des capacités auditives très fines (310b,362). Ils ont un systéme de régulation hydrostatique particulier (266) avec des possibilités de transduction vibratoire. Leur point le plus particulier est l'existence du système électrosensorimoteur, avec des récepteurs spécifiques (mormyromastes) et une décharge irrégulière qui allie une "économie" de l'énergie avec une grande souplesse fonctionnelle (cf.§Id).

Associé à ces spécialisations sensorielles, les mormyres possèdent un cerveau extrêmement développé dont plus de la moitié de la masse cérébrale est constituée d'un cervelet hypertrophié, le "mormyrocerebellum" (263,191-7). On y distingue plusieurs lobes cerebelleux associés à une valvula à circonvolutions nombreuses. Un second ensemble hypertrophié à structure corticale, le lobe latéral occupe toute la partie dorsale du rhombencéphale. Certaines fonctions de traitement des informations électriques, auxquelles ces structures participent, sont schématisées dans le chapitre suivant.

Id Système électrosensorimoteur et Comportement des Mormyres

C'est au travers d'expériences de comportement que l'existence d'une électrosensibilité fut découverte chez un mormyriforme à l'orée des années soixantes. Au cours des vingt-cinq dernières années la structure et le fonctionnement du système électrosensorimoteur ont été largement étudiées.

Id1-Structure du système électrosensorimoteur des mormyres

Ce système suit les grandes lignes du schéma présenté pour les poissons électriques: une partie sensorielle traitant les informations électriques, une partie motrice générant un champ électrique et une partie centrale traitant les données sensorielles et commandant l'émission électrique.

i-Système électrosensoriel (Schéma 1B)

Fonctionnellement et anatomiquement on y distingue plusieurs voies et centres électrosensoriels. Toutes les voies électrosensorielles se projettent dans la région acoustico-latérale rhombencéphalique et les informations sont ensuite redistribuées vers les centres supérieurs (complexe cérebelleux, mésencéphale, télencéphale(?)).

Le premier système est dit "passif". Il véhicule les informations d'électrorécepteurs, les organes ampullaires, plus particulièrement sensibles aux champs constants ou lentement variables. Les informations aboutissent dans la zone ventrolatérale du cortex du lobe de la ligne latérale postérieure (LLLP) au niveau d'une lame granulo-ganglionnaire (118-9,121-4). Une certaine somatotopie des informations est conservée dans la distribution corticale des afférences primaires (123,127). Bien que passif le fonctionnement du système est modulé par la décharge électrique et le signal associé à la commande (119b-c). Les zones cérébrales concernées (LLLP, noyau mésencéphalique latéral, valvula) sont étroitement associées à celle d'un autre système électrosensoriel.

Le second système est qualifié d'"actif" car il utilise les propriétés du champ créé par la décharge et de "lent" en raison de certaines caractéristiques structurelles et fonctionnelles (346). Le système lent (SL) transmet les informations recueillies au niveau des organes tubéreux spécifiques, les mormyromastes (129,167). Ces mormyromastes sont des récepteurs phasiques qui mesurent l'amplitude locale

du champ généré par le poisson (338-9) et présentent deux types de cellules sensorielles différemment innervées (167,328). Une projection somatotopique, analogue à celle du système passif, s'effectue sur la couche granulo-ganglionnaire du LLLP dans les régions dorsales et dorso-latérales (123). Le cortex du LLLP projette principalement sur les noyaux latéraux du mésencéphale de façon croisée (en majorité) et sur le ganglion praeeminentialis mésencéphalique (127,194-7). Les informations des mormyromastes aboutissent également dans une zone restreinte de la valvula (283,286).
Un troisième système, également "actif", est par contre qualifié de "rapide" en raison de ses articulations neuronales à synapses électriques. Il véhicule les informations générées par des organes tubéreux, les knollenorganes (129). Les informations sont relayées par une structure nucléaire profonde du LLLP (342) vers le noyau mésencéphalique extrolatéral dans sa partie antérieure (346). La conservation somatotopique est pauvre et la diffusion bilatérale vers les n.m.extr.lat. (346). Une projection des informations transitant par le SR parvient également dans la zone valvulaire concernée par les deux autre systèmes (286).

ii-Système électromoteur (Schéma 1A)

L'ensemble électromoteur chez les mormyridés se compose de l'organe électrique (OE) et d'un réseau neuronal de commande bulbaire.
L'organe électrique, situé dans le pédoncule caudal, en arrière des nageoirs dorsales et anales, est en fait composé de quatre colonnes d'éléments électrogènes. Chaque élément est un empilement paraaxial d'électroplaques entourées d'une gaine conjonctive. Il est innervé par des nerfs électriques constitués d'axones ou de collatérales issus d'un pool d'électromotoneurones de très grande taille, étroitement associés par des contacts dendro-dendritiques ou somato-somatiques. Une telle structure permet une très stricte synchronisation de la mise à feu de l'organe : des

espèces présentent des impulsions de durée inférieure à 0.2ms. Le pool d'électromotoneurones est commandé chimiquement par des terminaisons axonales de neurone groupés dans la medulla ventrale. Le noyau médullaire impair, pivot de la commande électrogène, est composée de cellules de très grande taille, également syndesmées au travers de contacts électriques. Ces cellules sont un relais des influx de commande généré dans un oscillateur. Cet oscillateur, longtemps recherché au cours des dernières années semble en fait se situer dans la partie antéroventrale du relais médullaire (Enger,Szabo c.p.). A cet oscillateur local impair, attaquant directement les cellules relais, est associé un ensemble pair de noyaux (v. bulbaire associé à la commande, b.a.c.) situés dans la zone latérale du rhombencéphale et qui projettent également sur les cellules relais (Bell, Libouban c.p.).

iii-Interconnexions centrales (Schéma 1C)

Les entrées sensorielles sur la commande centrale de l'électrogenèse n'ont pour l'instant pas été caractérisées. Par contre, on a pu déterminer les structures permettant à la commande de contrôler les entrées électrosensorielles. En effet, un aspect fonctionnel particulier aux mormyridés est l'existence dans différents centres d'un signal associé à la commande. Le n.b.a.c, se projetterait outre sur son homologue, sur des noyaux rhombencéphaliques et mésencéphaliques. Le noyau rhombencéphalique projette vers le lobe caudal du complexe cerebelleux et le LLLP, tandis que le noyau mésencéphalique se projette sur les noyaux latéraux et extérolatéraux (Bell, Szabo c.p.).

Id2-Rôles du système électrosensorimoteur

Le fonctionnement de cet ensemble complexe de structures ne sera abordé qu'au cours des discussions. Le rôle de ce système dans le comportement de l'animal semble limité à des échanges informatiques avec le milieu environnant. A chacune

des trois voies électrosensorielles on a attribué un rôle comportemental qui a été plus ou moins étudié.

Pour le système passif, les travaux sur le rôle fonctionnel sont inexistants et l'utilisation comportementale reste inconnue. On suppose, par analogie avec les animaux ne possédant pas de systèmes actifs, qu'il permet à l'animal de s'orienter en fonction du gradient de potentiel de champs électriques continus. Aucune observation ou expérimentation comportementale n'a été effectuée chez les mormyres.

Aux systèmes actifs on attribue un rôle d'échanges informatiques avec le milieu. Le premier type d'informations véhiculées correspond à une représentation électrique de l'environnement proche (électrolocalisation).

Le système lent, traitant les informations des mormyromastes, récepteurs à seuils élevés et accordés à des fréquences élevées, signale les déformations du champ créé par le poisson. Cette déformation est provoquée par l'apparition (relative) dans le champ d'un objet de conductivité différente de celle du milieu. Cette aptitude du système lent à coder les variations d'intensité de son propre champ par un codage primaire en latence (341) et nombre d'impulsions (220,291,293,370) a amené un certain nombre d'études comportementales basées sur des comportements exploratoires (151,358,360), des modifications de rythme de l'activité électrique (151,274) et des conditionnements instrumentaux (110-3). Les résultats de ces études limitaient la portée des informations utilisables au milieu très proche de l'animal. Mais la plupart de ces travaux ne maitrisaient pas le paramètre conductivité du milieu. Il est évident que les distances de détection trouvées doivent être reconsidérés en fonction de la conductivité habituelle dans les biotopes (126,255). Toutefois, même dans ces conditions, les distances ne semblent pas pouvoir être augmentées d'un facteur supérieur à trois (Moller c.p.).

Le système rapide, traitant les informations des Knollenorganes, récepteurs accordés aussi à des fréquences hautes mais avec un seuil de réponse 10 à 100 fois inférieur

au mormyromastes, répercute l'apparition de signaux électriques dans le champ perceptif. Il semble qu'il existe un accord ("tuning") de ces récepteurs avec les caractéristiques de la décharge endogène, ce qui permettrait outre le codage évènementiel, une discrimination spécifique et sexuelle (203-4). La plupart des auteurs avancent l'hypothèse que ce système sert aux relations entre individus, à la reconnaissance spécifique et dans les comportements de groupe.

Ie Analyse critique des méthodes et travaux expérimentaux sur la communication sociale des Mormyridés

Les analyses expérimentales des possibilités d'échanges informatiques entre des mormyres grâce à la décharge électrique et au système électrosensoriel se sont déroulées depuis plus de dix ans. Les méthodes utilisées ainsi que les postulats sur lesquels reposaient les expériences ont été extrêmement divers. Deux idées directrices ont néanmoins présidés aux travaux. L'une supporte un échange d'informations basé sur la rythmicité de la décharge (caractéristique d'un état ou d'une situation comportementale donnée), tandis que l'autre est axée sur un transfert d'informations au travers de l'impulsion en elle-même. Ces deux idées résument naturellement les bases d'un modèle informatique ou d'un système sensoriel : données logiques avec un codage résultant binaire ou/et données analogiques intégrées au travers de systèmes de filtres permettant un codage binaire plus complexe. Cette approche d'une communication "analogique" dans laquelle le signal porte des informations sur l'individu (âge,sexe,espèce) est chez les mormyridés, l'application de modèles proposés par les neuroéthologistes chez les Gymnotidés vers le milieu de la décennie. Elle ne s'applique pas directement aux travaux présentés et ne sera pas analysée plus avant.

L'idée d'un échange informatique basé sur une répétitivité variable d'un signal englobe en réalité l'existence de deux postulats. Le premier avance le rôle principal de fréquences d'émission associées de façon caractéristique à un type de comportement et qui portent en soi les informations nécessaires. Le second implique une utilisation prépondérante des transitions rythmiques (alternance, sauts de fréquence, arrêt) pour signaliser et transmettre des informations. Deux méthodes s'opposent pour ce type d'analyse : la première utilise des signaux artificiels contrôlables qui sont présentés à un individu isolé, alors que la seconde consiste à mettre en présence deux congénères. Dans le premier cas on étudie les réponses électriques de l'individu alors que dans le second on essaye de corréler les signaux des deux individus pour déterminer ce qui est à l'origine de l'interaction.

L'utilisation d'un signal artificiel contrôlable a servi de base à un certains nombres de travaux. Les premiers, à l'orée des années 70, ont été faits par Moller (243-6) sur un individu de l'espèce B.niger. Cette étude faite à 23°C mais dans des conditions de conductivité inconnues, utilisait des chocs carrés de 0.3ms pour simuler les signaux d'un congénère. Un rythme régulier, imposé à ce stimulus, d'abord fixé à 4Hz, a servi à rechercher des réponses caractéristiques et à en déterminer les seuils. L'étude d'une éventuelle réponse rythmique du poisson stimulé se fait sur les intervalles concurrent à la mise en marche du train de signaux. L'étude de la réponse initiale met en évidence des réactions d'arrêt pour des valeurs d'amplitude du signal de 0.04à0.2mV/cm. En fait, d'autres réponses initiales apparaissent sur les figures, qui n'avaient pas alors été caractérisées. L'utilisation de différentes fréquences du train de stimulation permet d'évoquer une réponse d'augmentation de fréquence stabilisée à 8/9Hz pour des stimulus allant de 16à56Hz. La plus grande régularité

s'observe à 24Hz ce qui correspond à un couplage poisson/stimulus de 1/3. Le poisson émet alors avec une période longue (125ms) mais de façon réguliére, la réponse est qualifiée de réponse de régularisation. Dans un dernier volet, l'auteur met enfin en évidence que la corrélation unitaire d'un choc avec une impulsion permet de provoquer des réponses en bouffées ou des arrêts. Le principal apport de cette expérimentation est de montrer la variabilité du seuil de ces réponses lorsque l'on modifie le délai séparant le stimulus de l'impulsion du poisson (1à8). C'est ce travail fondamental qui a conditionné une série de travaux ultérieurs et initié mon travail personnel.

Dans un second travail (247-8) portant sur quatre individus du genre Marcusenius, (espèce non précisée), le même auteur utilise des modèles de séquences préenregistrées (6), et s'éloigne ainsi du contrôle des paramètres de stimulation. Il conserve à l'époque la technique des chocs carrés (mais de durée 0.4ms) et analyse les effets des séquences pour trois amplitudes de signaux. Dans ce travail, extrapolant les augmentations d'amplitude des signaux à l'approche graduelle d'un intrus vers un poisson immobile, il observe aux faibles amplitudes, l'apparition des réponses d'arrêt ("rendant le poisson récepteur électriquement invisible..."), et aux fortes amplitudes des réponses d'augmentation de la fréquence et de régularisation (" comme s'il essayait de dépasser la fréquence de l'intrus"). Enfin un troisième point important des résultats concerne l'observation des corrélations entre les ralentissements du rythme du poisson récepteur et la présence de "bursts" dans l'activité de l'intrus.
Ces différents types de réponses seront réétudiés par Moller et Bauer, dans des interactions entre deux individus (G.petersii), confinés dans des tubes dont la distance est variée (252). Les conditions expérimentales apparaissent enfin bien précisées (température 23.5/26°C) et surtout conductivié (550/1100uS.cm-1) alors qu'elles restaient

absentes de la présentation des travaux précédents (246,248).

Cette approche de l'étude de la communication par une observation des interactions entre individus va être développée, après l'impulsion originale de Moller, par Bauer et Kramer et exploitée par Kramer (106-9,213-8,221). Ce dernier auteur va pourtant réutiliser, après plusieurs années, la méthode de stimulation artificielle à l'aide de séquences préenregistrées pour asseoir et confirmer ses résultats sur les comportements agressifs et défensifs d'un individu territorialisé (219). Dans un milieu de température 26°C et de conductivité 350/400 uS.cm-1, des séquences de stimulus carrés 0.5ms sont jouées à un G.petersii, isolé quatre jours au moins dans un tube. Malgré un fort gradient du champ généré signal (jusqu'à 80mV.cm-1 mesuré à l'emplacement du poisson), l'auteur n'observe qu'une faible réactivité à la séquence préenregistrée de trois minutes d'une activité de repos.
Au contraire, lorsqu'une séquence de temps égal d'une activité d'attaque est jouée, le poisson montre une importante réactivité (présentant même des fréquences "d'agressivité" à 160Hz) et des réponses motrices d'attaque des électrodes de stimulation (significativement chez un individu au moins). L'analyse par corrélations internes ou croisées des interactions rythmiques montre une augmentation de la régularité de la décharge et d'un couplage dans le cas d'une séquence aggressive. Ces travaux, s'ils montrent l'effet (implicite) de l'augmentation de la quantité d'information par unité de temps sur la réactivité d'un animal, n'apportent toutefois pas de réponses à la possibilité d'y distinguer une stucturation du message ("patterns").

Une série de travaux parallèles à ceux de Bauer et Kramer, avait déja montré une méthodologie comparable. Russell et Bell (125,284-5) mirent en évidence sur le plan comportemental des interactions motrices et électriques au cours de comportements d'affrontement entre deux G.petersii. Au cours de l'affrontement, les deux individus se placent tête-bêche et émettent des impulsions en réponse à celles du partenaire avec une latence régulière, comme un écho. Ils précisèrent cette étude par un travail effectué à l'aide de stimulations artificielles (287). Ce travail, auquel il sera fait ultérieurement ample référence, fut conduit à des températures de 26°C (conductivité non précisée) avec des chocs carrés en trains de 200s et de fréquence 1Hz (soit régulière soit en stimulus couplé). Les paramètres de stimulation efficace dans l'évocation d'une "echo response" (seuils, relation latence/intensité, polarité du signal, sensibilité régionale) furent étudiés dans un champ linéaire homogène. Ces auteurs signalent également l'existence d'une interspécifité de la réponse en l'observant chez deux autres espèces.

Une approche totalement différente du rôle de cette "echo response", mais toujours grâce à une stimulation artificielle fut effectuée dans l'espèce B.niger (198). Heiligenberg postula que cette réponse représentait une stratégie développée pour minimiser les coincidences des impulsions de deux individus et éviter ainsi le brouillage ("jamming avoidance response") qui diminuerait les possibilités de l'électrolocation. Les travaux, conduits à 24/27°C et avec une conductivité de 500uS.cm-1, ont utilisés des trains de chocs (paracarrés ou 1 cycle sinusoidal). La fréquence de répétition dans ces trains étaient de 0.5Hz, mais leur durée n'est pas précisée. Ces trains ont été utilisés pendant des tests d'électrolocation de brève durée mais aussi au cours d'expériences sur la nuit (expérience asservie en ligne à un ordinateur). Ce travail qui fournit de précieuses indications sur l'apparition de l'"echo

response", montre principalement la nécessité d'une non-contamination des impulsions pour permettre une détection par électrolocation suffisante.

De l'analyse des différents travaux avec un stimulus artificiel, il ne ressort pas de réponses nettes à l'hypothèse de l'existence d'une spécificité de messages qui seraient transmis par un codage binaire et qui posséderaient une signification biologique.
Le principal inconvénient de ce genre d'analyses est en effet de masquer les effets sur les réponses des périodes précédentes et d'empécher le déroulement normal des interactions, le train de stimulation restant sourd à toute réponse électrique du poisson. Le déroulement des réponses à une séquence préenregistrée au cours d'une interaction caractérisée dans une condition comportementale donnée, ne peut être infléchie et favorise une divergence entre la signification biologique d'une réponse (si elle existe) et le stimulus.

Ie Présentation des travaux

L'ensemble des diverses introductions développées dans cette première partie présente l'axe des travaux exposés dans ce mémoire. Les problèmes posés par les travaux analysés au chapitre Ie sont :
-l'impossibilité de différencier les effets du signal et de sa stucture rythmique,
-l'importance du facteur temporel dans l'échange des informations.

Les travaux présentés dans ce mémoire sont destinés à résoudre ces problèmes.
L'hypothèse qui a été testée implique que la présence d'un seul signal exogène à un moment donné du cycle endogène porte une valeur informatique précise pour le poisson récepteur et

qu'il y répond de façon caractéristique. La réponse est une réponse électrogène qui doit à son tour porter une information. L'analyse exclut donc les transmissions informatiques dans lesquelles le poisson récepteur ne répond pas au travers du système sensoriel concerné.

Une première partie rassemble les résultats des observations sur le comportement électrique en milieu naturel et en aquarium. Les observations de terrain précisent les conditions dans lesquelles les expériences devraient être menées, les situations comportementales utilisables et les interactions qui se produisent naturellement. Les observations en aquarium définissent quelles sont les variations rythmiques que l'on peut observer spontanément.

Une seconde partie comprend les résultats d'une expérimentation menée sur des poissons en aquariums, et se trouvant dans un milieu et une situation compatibles avec les données naturelles. Un répertoire de base des réponses électrogènes à un signal est défini. Les paramètres des signaux efficaces sont ensuite étudiès pour chacune des réponses définies. Seules les réponses électrogènes ont été prises en compte, un certain nombre de réactions motrices ont cependant été observées en corrélation avec les réponses électriques. Les autres réponses qui auraient pu se développer dans d'autres canaux sensoriels (acoustico-vibratoires ou chimique) n'ont pas été abordées pour des raisons techniques.

PREMIERE PARTIE

CHAPITRE IIA

OBSERVATIONS ET ANALYSES EN MILIEU NATUREL

Un des principaux points soulevés par l'étude d'un mode de communication en expérimentation comportementale en laboratoire est de pouvoir corréler les comportements étudiés avec une situation naturelle qui a pu être observée ou qui est plausible. Il était donc indispensable dans ce travail de pouvoir associer, aux paramètres imposés au cours des expériences, des valeurs physiques du milieu comparables ainsi que des situations spatiales ou temporelles réellement observées. Parallélement à des travaux expérimentaux sur l'étude des rôles de la décharge électrique dans la communication sociale des mormyridés, un certain nombre de missions sur le terrain ont été effectuées entre 1973 et 1980, pour collecter les données biologiques et comportementales nécessaires à la compréhension et à l'orientation des analyses instrumentales ab situ. Cinq missions ont été effectuées au cours de ce programme qui a principalement concerné des régions sahéliennes de l'Afrique occidentale et nord-centrale.

Les endroits d'études, précisés sur la carte d'Afrique (Sch.2) ont été successivement:

i-la région du bas-Chari (73/74/75), où à partir de N'Djaména (Tchad), nous (P.Belbenoit, P.Moller et moi) avons étudié les cours des rivières Chari et Logone, une partie du rivage sud du lac Tchad et des zones plus localisées : des diverticules du cours principal du Chari, situés dans la réserve de la Kalamaloué (Cameroun; BK,Sch.2) et un oued temporaire, l'El Beid déversoir d'une zone de submersion au cours de la saison des pluies (Cameroun, Nigeria; LB,Sch.2).

ii-la région du lac Kainji (76), où à partir d'une station du Kainji Lake Research Institute dépendant de l'Université d'Ife (Nigeria), nous avons mené une étude sur des zones limitéees, baies ou diverticules occidentaux du lac artificiel (SW,Sch.2).

iii-une mission prospective (79) a été également menée sur le cours inférieur du Sénégal. Toutefois dans le cas de cette région, le bouleversement apporté par l'aménagement hydro-agricole nous a empéché toute étude sérieuse.

iv-Une dernière mission d'étude (80) a été effectuée dans un biotope totalement différent à partir de l'ex-Laboratoire d'Ecologie Tropicale du CNRS à Makokou(Gabon). Cette région de forêt équatoriale primaire, présente un climat et un rythme fluvial annuel divergeant complètement des zones précédemment étudiées (MK,Sch.2). Ces travaux de terrains sont décrits dans diverses publications (255,115), mais un certain nombre de données obtenues seront rappelés dans le paragraphe suivant.

IIa1 RESULTATS SUR LES CONDITIONS DE MILIEU

Dans les différentes régions étudiées, nous avons rencontré des biotopes variés abritant des populations de mormyres appartenant à diverses espèces. Nous avons pu quand même relever une constance des paramétres physiques du milieu où l'on rencontre les mormyres. Les conditions thermiques, conductives et lumineuses (transparence) des eaux étudiées présentent des points communs, surtout pour la conductivité et la transparence dans les conditions moyennes. En fait, toutes les gradations de transparence de l'eau peuvent être observées; on évoque à N'Djaména des transparences dans la zone de submersion du Logone, zone de reproduction et de croissance, qui permettent la vision à plus d'un mètre. Mais dans tous les milieux où nous avons rencontré des mormyres, durant la journée, les eaux étaient soit fortement chargées de particules en suspension (argiles, latérites), soit plus transparentes mais profondément colorées par des acides humiques (bruns, noirs). La pénétration de la lumière dans ce type d'eaux devient pratiquement nulle à 50cm de la surface sauf dans une étroite bande de 620-650mum et l'on constate la présence de mormyres à des niveaux inférieurs.
Les conditions de conductivité sont par contre comparables dans les milieux ou l'on rencontre des mormyres. La conductivité des eaux est très faible, pratiquement toujours aux environs de 100uS.cm-1 (fig.1b) lorsque la mesure est faite en pleine eau. L'augmentation due à la proximité du fond double parfois cette valeur, l'absence de particule

sédimentables peut la diminuer de moitié. Le rôle joué par l'apport des eaux de pluie peut être particulièrement spectaculaire sur la conductivité dans des petits cours d'eau équatoriaux; mais généralement, il se produit un effet tampon qui maintient la conductivité dans des limites restreintes. Dans des milieux fermés, on constate des augmentations de la conductivité associées à l'évaporation et à la concentration des sels. Dans les petites mares cette évolution est léthale pour les mormyres, mais dans des milieux plus vastes (lac Tchad) elle s'accompagne de déplacements des populations : des observations ORSTOM montrent une disparition des populations de mormyres lorsque la conductivité dans la partie nord du lac dépasse 600uS.cm-1.

Les conditions de température des eaux (fig.1a) sont plus variées, surtout dans le climat sahélien où le contraste des saisons est fortement marqué. Dans les biotopes équatoriaux les variations sont de faible amplitude (22à24°C). Dans le milieu sahélien, dans le bassin du Chari, en hiver (saison sèche) la température de surface des eaux peut tomber à moins de 18°C sous l'effet des vents de NE. Une thermocline se déplacant peu, délimite cependant un domaine plus stable (20/22°C) à partir de 1.0m de la surface. En été, saison des pluies, la température de surface monte à 28°C (et plus dans les milieux fermés) avec une thermocline de 24/25°C située un peu plus profondément (0.8/1m). Les températures des eaux dans lesquelles se trouvent les mormyres varient donc entre 22 et 27°C selon les régions et

la période de la journée. Les différents critères physiques du milieu ont donc été utilisés dans les expériences présentées dans ce mémoire, mais on a dû choisir des solutions permettant une manipulation et surtout une observation aisée (cf. chap.IIIa).

IIa2 RESULTATS OBTENUS SUR LES DISTRIBUTIONS SPATIO-TEMPORELLES DES MORMYRES

Un second groupe de données résultant de l'observation de terrain, doit être pris en compte dans l'expérimentation instrumentale. Il s'agit de la distribution spatiale des mormyres en fonction du temps (nycthémère) et de l'espace (degré de protection/ouverture du milieu).

> L'analyse des distributions de populations en milieu naturel se fait soit par un échantillonage, soit par pose d'un réseau de détecteurs fixes. Ces détecteurs sont des électrodes bipolaires qui transmettent les décharges des poissons et permettent d'apprécier par l'amplitude des signaux le nombre et la distance des poissons. Les signaux recueillis sont amplifiés et convertis en signaux sonores pour une écoute directe ou bien stockées sur bande magnétiques. Les réseaux de détecteurs permettent des surveillances séquentielles d'une zone implantée ou un "tracking" à l'intérieur de cette zone. Le travail sur une zone est fait en continu durant plusieurs jours (2/10) avec une périodicité de surveillance horaire qui peut être raccourcie (0.25h) durant les phases de transition (aube, crépuscule).

Les mormyres sont des poissons dont l'activité globale est directement contrôlée par l'intensité lumineuse ambiante. Si des milieux de forte profondeur (cours central d'une

rivière, trous) permettent l'accueil, des individus restent actifs durant la période diurne. Mais ces endroits sont rares, peu étendus et relativement atropniques pour des poissons principalement insectivores. La majorité des mormyres suit dans des eaux moins profondes, un rythme circadien marqué qui oppose à une phase nocturne d'activité trophique, une phase diurne de confinement protectif (repos). Dans les accès aux milieux de protection basse mais riches en nourriture (herbiers, zones submergées),au cours la période nocturne, on observe des passages de groupes, parfois très importants, de mormyres en formation polyspécifique. Dans ces zones, les poissons se déplacent à faible vitesse et recherchent la nourriture, l'association d'individus y est rare sauf intraspécifiquement.

Pendant la période diurne, au contraire, les poissons se déplacent peu. Ils s'isolent dans des cachettes (protection, confort) qu'ils ne quittent que pour de brèves périodes d'excursions locales (territoriales?) dont la fréquence augmente en fin de période diurne. Durant la période d'occupation de la cachette, ils semblent développer un comportement territorial précaire qui les amène à signaliser leur présence et à défendre éventuellement les abords de cette cachette.

Des possibilités d'orientation ("homing") sont associés à ces comportements cycliques. Si la plupart des cachettes ont une précarité journalière et ne sont pas réoccuppées le lendemain ou sont visitées par un autre individu, comme le montre l'échantillonnage de sites; nous avons pu observer une occupation renouvelée par un individu (SWR1) d'une espèce au cours de plusieurs (5) cycles. Toutefois, la preuve directe n'a pas pu être apportée qu'il s'agissait bien du même individu, autrement que par les caractéristiques de son impulsion et du rythme de son activité de repos. Ces poissons fixés à un point précis du biotope pendant la moitié au moins d'un cycle sont qualifié de résidents. Aucun résident n'a été observé durant la période nocturne, même si les cachettes occupées de jour pouvaient être temporairement visitées au cours de comportements exploratoires.

IIa3 RESULTATS OBTENUS SUR LES RYTHMES D'ACTIVITES ELECTRIQUES DE RESIDENTS

Les quelques résidents, dont l'activité électrique a pu être enregistrée sur bande, présentent en l'absence de stimulation des rythmes lents et réguliers. Différents exemples de ces rythmes de repos sont illustrés dans la figure 2. On constate que l'individu BKR1 présente une distribution très régulière des intervalles centrées autour d'un mode lent (240ms), tandis que l'individu BKR2 présente une distribution nettement moins centrée. Cet individu avait utilisé une cachette adventive (pratique pour lui et

l'observateur) qui consistait en un débris de brique servant à lester une paire d'électrodes. Malgré cette modification artificielle du milieu, l'individu a pu être suivi durant la journée. On ne constate pas entre l'enregistrement de 0900(c) et celui de 1400(d) une évolution de l'activité de base (repos) au cours de cette journée. Les poissons présentent également des phases locomotrices d'exploration vicinale, qui sont précédés par des mouvements dans la cachette. Le rythme augmente parfois considérablement, sans qu'une activité stimulatrice externe puisse être décelée par les détecteurs (fig.3). Cette augmentation attribuable à des mouvements pourrait cependant correspondre à l'intrusion de poissons non électriques dans la cachette du mormyre. En général, l'activité de base est difficilement modifiable durant la journée même sous l'effet de stimulations mécaniques fortes. Le résident LGR1 à l'activité très lente et réguliére , stationné dans un herbier profond et dense, ne répond à la stimulation mécanique ou acoustique causée par une chute de pierre, ni par une réponse électrique, ni par un comportement de fuite.

Les poissons stabilisés pendant la journée, semblent donc présenter en milieu naturel, un comportement électrique peu modifiable à des stimulations inhabituelles, contrairement à ce qui peut être observé en aquarium (cf.IIb1).

IIa4 RESULTATS OBTENUS SUR LES INTERACTIONS ELECTRIQUES ENTRE RESIDENT ET INTRUS

Les stimulations électriques occasionnées par les signaux de congénères ou d'autres poissons électriques, entrainent des altérations du rythme de repos. Le résident réagit fortement au passage à proximité de voisins en phases exploratoire brèves. Il réagit électriquement, mais cette modification du rythme peut également s'accompagner de mouvements locomoteurs de faible amplitude ou de déplacement et d'affrontement avec l'intrus.

Ces mouvements des poissons résidents et intrus compliquent l'analyse des interactions, principalement quand les caractéristiques d'impulsions sont voisines. Le traitement et la séparation des décharges ne peuvent être effectué directement par un analyseur ou même par l'ordinateur, et il faut recourir à un traitement visuel de séquences filmées ou oscillographiéees (oscillographe à jet d'encre BRUSH,fig.4a). On utilise alors des critères d'amplitude, de forme et de polarités des signaux pour caractériser les individus et leur déplacement.

i-Interaction entre résident et intrus.

La reconstitution d'une séquence d'interactions entre SWR1 et un intrus est présenté figure 4b. La séquence dure 19 secondes et une description ponctuelle des comportements moteurs et électriques peut en être tentée.

Le résident déchargeant avec lenteur et régularité, effectue un mouvement accompagné d'une bouffée de 3 impulsions à l'approche rapide de l'intrus (ligne 1). Il émet une seconde bouffée après une période lente alors que l'intrus s'approche des électrodes, puis émet plus régulièrement et rapidement (1.2). L'intrus se stabilise, ce qui provoque un mouvement du résident accompagnant une coincidence (flèche) temporelle des impulsions que l'intrus fait suivre d'une période plus courte avant de reprendre son émission à rythme régulier (1.3). Des mouvements des poissons s'accompagnent de transitions rythmiques (1.4), le résident se stabilise pendant que l'intrus varie sa décharge et obtient trois coincidences qui n'altèrent pas le rythme adopté par le résident (1.5). Après la stabilisation de l'intrus, le résident présente des mouvements de queue (1.6), puis se déplace à nouveau de façon brève (1.7) provoquant un mouvement chez l'intrus qui modifie sa période, émet une bouffée. Il s'ensuit une réponse motrice du résident à laquelle s'associe un rythme rapide et haché qui se régularise puis s'altère avec une reprise de décharge de l'intrus (double flèche, 1.8). Les phases de mouvement du résident sont de plus en plus longues et s'accompagnent de variations rythmiques auxquelles sont associées des ralentissements ou des bouffées de l'intrus (1.9à12). Les poissons se déplacent ensemble et s'éloignent pendant quelque secondes, interrompant l'analyse. Les poissons reviennent, continuent à interagir pendant trente secondes avant que l'intrus ne s'éloigne et que le résident reprenne une

décharge régulière et qui se ralentit alors progressivement.

On constate donc en milieu naturel l'existence au cours d'interactions entre individus d'un certain nombre de transitions rythmiques qui détermine soit un ralentisement du rythme de décharge allant jusqu'à l'arrêt et des accélérations brèves ou des régularisations (souvent accompagnées de mouvements locomoteurs).

ii-Phases rythmiques caractéristiques

Ces transitions rythmiques résultant en un ralentissement ou une accélération du rythme sont des réponses électrogènes au signal du partenaire. La corrélation entre les décharges des individus a été faite pour les réponse caractérisables. Pour des réponses d'arrêt de deux types (courts et longs) chez un résident (BKR2), on constate (fig.5a) la présence temporelle d'impulsions du congénère soit immédiatement avant, soit superposées ou bien avec une certaine latence par rapport à l'impulsion qui marque le début de l'arrêt. Le corrélogramme de 29 réponses dans une séquence montre une répartition en trois groupe distincts, sept impulsions intruses se situent à -10,-7ms; 9 entre -2,+3ms et 15 enfin entre +10,+18ms. Les causes de ces suspensions de décharge doivent être recherhé dans ces occurences temporelles, un contrôle fait au hasard sur des intervalles non caractéristiques de la même séquence ne présente aucune distribution particulière des latences par

rapport à l'impulsion du résident (fig.5b).

iii-Interactions entre individus non territorialisés

Des corrélations analogues ont pu être observées, non plus entre un résident et un intrus mais entre deux individus en exploration et qui se rencontrent près d'une électrode (ils n'avaient pas été détectés avant l'enregistrement de la séquence d'interactions). Les réponses d'arrêts des deux individus ont été confondues et montrent à nouveau la présence d'impulsion du partenaire dans la zone critique de l'émission. Le domaine temporel d'analyse est restreint à des valeurs de +/-20ms, car la probabilité de répétition de la décharge d'un individu augmente alors fortement.

IIa5 REMARQUES SUR LES DONNEES DE COMPORTEMENT

Dans ces analyses des imteractions de décharges entre individus dans le milieu naturel, on constate donc en premier lieu des transitions rythmiques qui correspondent soit à une suspension de la décharge, soit à des décalages de l'émission d'un poisson sous l'effet de l'impulsion de l'adversaire. Les transitions rythmiques sont concomitantes d'une coincidence temporelle des impulsions des deux individus. La coincidence entre deux impulsions à une probabilité basse, variable avec les rythmes de décharge propres aux deux poissons. Si on calcule la probabilité de coincidence entre

les impulsions des deux individus au début de la période de l'un des poissons, les valeurs obtenues varient entre 2.10-5 et 10-3 pour la prochaine émission. Dans le cas d'interactions dans le comportement électrique, on obtient des coincidences sur des laps de 30à100 périodes (3.10-2 à 10-2), avec une approximation de +/-2ms.
Les rythmes endogènes associés à l'état comportemental semblent donc altérés en présence d'un congénère de manière à éviter ou à obtenir une coincidence entre les émissions de signaux. L'altération se produit chez les deux individus et lorsque la coincidence se produit l'un des individus présente une nouvelle altération du rythme dans la majorité des cas. Sur les différentes séquences étudiées, environ 25% des coincidences seulement ne s'accompagnent pas de modification caractérisable de l'un ou de l'autre des individus.

Une stratégie de la commande de l'émission apparait basée sur la possibilité de coincidence des impulsions. Les éléments de cette stratégie rythmique sont en partie les réponses électrogènes au signal du partenaire et seront étudiées expérimentalement dans la seconde partie. Dans cette partie, la situation expérimentale sera calquée sur la situation du résident, "territorialisé" temporairement dans une cachette, et percevant dans sa sphère électroperceptive le signal d'un congénère.

PREMIERE PARTIE

CHAPITRE IIB

ANALYSES EN MILIEU EXPERIMENTAL

IIb1 APERCU SUR LES RYTHMES D'ACTIVITES ELECTRIQUES

Les mormyres présentent un contrôle efficace sur l'émission de leur décharge électrique, ce qui leur permet de la moduler largement au contraire des autres poissons à faible décharge. Les poissons émettent continuellement durant leur vie dès que l'organe électrique et sa commande sont devenus fonctionnels (cf.209,211,364-65 pour P.isidori). L'émission est la plupart du temps modulée de façon endogène avec des périodes pouvant varier dans un rapport de 1à100. Un poisson peut même arrêter de décharger pendant plusieurs minutes.

On constate une corrélation étroite entre l'activité globale de l'individu et son rythme électrique. Celui-ci est donc un excellent indicateur comportemental sur l'état biologique du poisson. On distingue au travers de l'analyse des rythmes plusieurs catégories d'activités qui ont été

étudiées et présentées dans un précédent mémoire (298). L'étude a été précisée à l'occasion d'analyses comparatives et au cours des préparations expérimentales des travaux présentés.

i-Rythmes d'activité électrique sans déplacements

L'activité électrique au cours du repos est associé à la dépression de l'activité globale. Le rythme est lent et régulier (2à10Hz) et peut présenter une stucture binaire : le poisson décharge alors selon deux périodes, en général dans un rapport harmonique.

Sans activité locomotrice, on observe l'apparition de bouffées qui entrecoupent l'activité rythmique de repos. Ces bouffées apparaissent avec une périodicité variable et sont stéréotypées chez un individu (298). La fréquence maximale atteinte (40-60Hz)est une constante individuelle et permet de caractériser un poisson : on la définit par sa période, la période individuelle de bouffée, PIB. Les bouffées ne sont présentes que dans certaines espèces (G.petersii en particulier), mais ne sont pourtant pas une caractéristique spécifique car certains individus n'en présentent jamais quelles que soient les conditions. La signification de ce type d'activité est assez difficile à déterminer étant donné la variabilité intraspécifique (cf.107) et l'apparition progressive lors d'un isolement prolongé.

ii-Rythmes d'activité électrique et déplacements

Lorsque le poisson se déplace, explore l'environnement sans focaliser son comportement moteur sur un objet précis, une augmentation relative de la fréquence d'émission apparait (10-20hz). Les variations restent le plus souvent fortes bien qu'une régulation du rythme puisse apparaitre pendant plusieurs périodes consécutives (10-20). La régulation pendant ces phases ne se fait pas obligatoirement autour d'une période déterminée mais peut se traduire par un glissement de fréquence ("shift"), incrémental ou décrémental.

Au cours de l'activité locomotrice, un certain nombre de comportements électriques peuvent apparaitre en se substituant à l'activité électrique de "fond". Lors de déplacements spatiaux limités, dans des mouvements de nage sur place, englobés dans ce qui a été défini comme un va-et-vient (Belbenoit, 111), on voit apparaitre une régularisation de la décharge autour d'une fréquence intermédiaire entre celles de la nage exploratoire et celle des bouffées. Ce type d'activité (électro)motrice se produit dans divers cas avec ou sans stimulation. Le plus souvent associé à une tache d'électroperception (cf.358,360), il présente lors une gamme de fréquences élevées (20-40Hz). Mais il peut également ne répondre à aucun stimulus apparent (cf.358) et même se rencontrer chez un poisson dans sa

cachette. Dans ce cas, la gamme de fréquence est alors plus basse (12-25Hz), mais présente une constance individuelle. La fréquence moyenne dans la gamme individuelle définit la période individuelle de régularisation, PRI. Le nombre de périodes maintenues constantes peut s'élever beaucoup au cours de ces phases d'activité et dépasser la centaine (cf. fig.40). Toutefois,cette régularisation de la décharge qui apparait sous contrôle endogène est le plus souvent initiée par un stimulus externe (cf. chap.IIIf).

IIb2 ANALYSES DE LA RYTHMICITE DE LA DECHARGE

i-Enregistrements

L'enregistrement des signaux émis par le poisson en liberté dans son aquarium et solitaire est simple à réaliser si l'on prend la précaution d'équiper le bac d'un réseau d'électrodes de détection permettant de recueillir le signal quelle que soit la position de l'organe électrique. Il existe en effet, au cours de la génération cyclique du champ, une surface mobile qui décrit les points où la différence de potentiel est nulle. Il faut donc que cette surface ne puisse jamais coincider avec l'ensemble des points détecteurs. Lorsque l'on étudie l'activité de repos ou ses modifications, la présence de la cachette (tube) évite ce problème, en imposant une position stable.

La succession temporelle des signaux, enregistrée sur bande magnétique, doit subir un traitement autre qu'une simple analyse de fréquences et des variations possibles de celles-ci. La caractérisation et les comparaisons de rythmes doivent être effectuées à partir des intervalles séparant les impulsions.

ii-Représentations graphiques

Pour mettre en évidence une transition de fréquence, ou une structure rythmique, on utilise principalement des représentations séquentielles. Les intervalles sont regroupés en histogrammes séquentiels (HIS), l'ordre d'arrivée apparaissant en abcisse et la durée étant portée en ordonnée (Sch.4a). Ces HIS sont également utilisable en les superposant, et forment des spectres de séquences corrélés ou non à un intervalle caractéristique.

Pour caractériser une activité électrique plus globalement et permettre des comparaisons, on regroupe les intervalles et on les distribue dans des classes dont la largeur varie avec la résolution désirée. On obtient un histogramme d'intervalles inter-impulsions (HII) où le contenu des classes peut être exprimé en valeur absolue (nI) ou relativement à l'ensemble (N) des intervalles pris en considération (%D), (Schéma 4b).

Pour analyser la régulation du rythme et les régularisations, on dispose de deux méthodes d'analyse dérivées des HII. La première est un histogramme corrélé, où l'on représente les durées des intervalles classées suivant deux dimensions. Le plus souvent utilisé est un histogramme d'intervalles joints (HIJ) dans lequel on effectue une autocorrélation d'ordre 1 : chaque intervalle est comparé au

précédent et placé en fonction de la durée de celui-ci (Schéma 4c). Cette méthode qui caractérise la régularité des intervalles successifs par une distribution équidistante des axes (pente=1), peut être également utilisée pour comparer des intervalle disjoints (n à n-2,n-i). La représentation graphique est soit matricielle avec une dimension numérique indiquée dans les cellules (Sch.4c1), soit tridimensionnelle (Sch.4c2).

L'autre méthode consiste en une combinaison d'une étude séquentielle et statistique : on classe la succession des intervalles (2à10) en prenant une référence pour chaque intervalle. On effectue donc des autocorrélations multiples à partir d'un intervalle. Deux représentation graphiques peuvent être effectuées (Sch.4d1) présentant des distributions type HII ou en utilisant le mode et la dispersion de ces distributions pour calculer des coefficients de corrélation séquentiels(Sch.4d2).

iii-Evaluation de la période endogène

La rythmicité variable du poisson empêche d'intervenir à un moment donné du cycle, en principe. Il a donc été nécessaire d'élaborer une méthode de prévision de la longueur d'une période en fonction des périodes précédentes pour pouvoir se placer dans des conditions temporelles constantes par rapport au cycle du poisson.

Si on utilise la distribution brute des périodes endogènes,

le plus souvent plurimodale, on ne peut obtenir, pour une période précise qu'une valeur de probabilité faible. Même en diminuant la durée de l'échantillonnage, la plurimodalité subsiste, particulièrement lorsque l'activité de repos présente une stucture binaire. Par contre, si on sélectionne une période précise, on améliore la prévision de la période suivante. Les périodes consécutives à celles d'une durée précise ont une distribution qui devient gaussienne et permet alors une estimation probabiliste. Le schéma 5 montre le rétrécissement de la distribution avec le choix d'une période. Plus la période est courte, plus la période suivante se trouve dans une distribution étroite (sch.5a). Pour améliorer l'estimation, on peut sélectionner deux périodes successives avec un coefficient de variation sur la seconde ce qui permet une estimation plus étroite. Dans le cas des périodes longues, au cours de l'activité de repos, la structure binaire continue à affaiblir l'estimation. On ne peut améliorer la prévision qu'en se limitant et en imposant un retard, on a ainsi une estimation plus précise pour toute période qui court encore (Schéma 6).

iv-Utilisation des méthodes d'analyse

Ces différents types d'analyse des rythmes et les représentations graphiques associées sont utilisés pour caractériser des réponses rythmiques à une stimulation et sont des post-stimulus histogrammes (PsHIS, PsHII,..). On ne

se référe alors qu'à un stimulus unique et précisé. Pour des trains de signaux (naturels ou artificiels), on utilise des méthodes de corrélation temporelle entre signaux émis par chacune des parties en présence. Le couplage est le plus souvent unitaire (corrélation croisée d'ordre 1). Pour analyser un effet plus lointain ou l'influences sur la périodicité ultérieure chez l'un des individus, on ne compare plus uniquement les latences d'occurence de la première impulsion adverse. Le mode et l'écart des distributions peuvent être utilisés selon les méthodes présentés Schéma 4d qui permettent une comparaison des effets à plus long terme de stimulations naturelles et artificielles.

v-Evaluation des altérations spontanées de la période

Un autre volet de l'analyse des rythmes est l'évaluation du taux d'apparition des différentes modifications caractéristiques de rythmes induites ou non de façon endogène. Il est important, pour juger de la validité d'une réponse à un stimulus, de pouvoir évaluer la probabilité d'apparition d'un modification rythmique correspondante en l'absence de stimulation volontaire. Un programme d'analyse automatique et à long terme du taux d'apparition des bouffées, des régularisations et des suspensions temporaire de décharge a été utilisé. Les valeurs servant de contrôle des modifications rythmiques de l'activité de repos, pouvait permettre également de comparer activité nocturne et diurne.

L'analyse, menée chez G.petersii a surtout été réalisée au cours des périodes nocturnes, (possibilité d'utilisation en ligne de l'ordinateur) et au cours des périodes diurnes en fin de semaine. Les fréquences d'apparition des différents comportements électriques sont exprimées dans le Tableau II sous forme de probabilité d'apparition sur un quelconque intervalle ou probabilité d'apparition dans une seconde pour les augmentations de fréquence.

Les résultats de la période diurne concernent en principe l'activité de repos dans la cachette ou l'activité motrice à proximité (réglage de mise en forme du signal). Cette procédure ne permet pas de distinguer les suspensions réelles de l'activité électrique de celles résultant d'une sortie du poisson hors du champ de détection des électrodes et de réciproquement, les bouffées ou régularisations se produisant hors du champ ne sont pas prise en compte.

Les résultats présentés pour la période nocturne sont plus fiables et les valeurs concernant l'apparition de régularisations et d'arrêts sont plus élevés que pendant la période diurne malgré le biais de la méthode. La diminution des bouffées est corrélable à l'augmentation des autre activité et surtout à la raréfaction des phases d'activité de repos. Une étude différentielle des alentours de la cachette et du reste de l'aquarium n'a pu être effectuée, non seulement en raison des contraintes techniques, mais aussi parce qu'il est impossible de distinguer les phases de présence à l'intérieur du tube et celles à proximité.

L'observation directe reste nécessaire à ce type d'analyse et serait éventuellemnet possible par un échantillonage temporel visuel associé à la reconnaissance des modifications caractéristiques par le programme durant la période diurne.

IIb3 METHODES STATISTIQUES UTILISABLES

Pour comparer différentes phases de comportement électrique entre elles, on utilise les outils statistiques les plus simples et efficaces. Les périodes, la régulation lente et les régularisations sont comparées en utilisant des méthodes paramétriques et en postulant des échantillonnées distributions normales. Les distributions statistiques multimodales, ne supportant pas le traitement Gaussien, sont comparées avec des tests non-paramétriques. Enfin, les corrélations entre intervalles sont comparées à partir de méthodes de moindre carrés (régression).

Les analyses de variance factorielles n'ont pas été utilisées dans ces études de rythmes où le contrôle de paramétres fortement influents ne peut être effectué.

SECONDE PARTIE : EXPERIMENTATIONS

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIA

MATERIEL ET METHODES

IIIa1 Matériel biologique

Au cours des différents travaux présentés dans ce mémoire, de spécimens variés de mormyridés ont été testés. Au total, neuf genres différents ont été étudiés avec, pour quatre de ces genres, l'emploi de deux espèces nettement différentes par leurs caractéristiques géographiques. La liste faunistique, présentée en annexe, comprend les différents mormyres étudiés, précise les genres qui seront abrégés dans le texte et décrit leur dispersion géogaphique dans les principaux bassins africains (cf.schéma 2). Le schéma 3 réunit également les silhouettes des différentes espèces avec une ordination de types morphologiques correspondants aux biotopes préférentiels de chaque espèce.

L'espèce la plus aisément disponible au laboratoire, G.petersii a été utilisée pour définir et caractériser les réponses électrogènes. Soixante dix-huit individus ont été testés dont la longueure standard variait de 5.8cm à 17.2cm avec une moyenne de 11.6±2.7cm. Cet échantillon est cependant constitué dans sa majeure partie (80.8%) d'individus juvéniles ou immatures. Le critère de différenciation sexuelle et maturation qui a été utilisé est un critère externe basé sur la forme de la base de la nageoire anale. Une analyse des poissons disponibles au laboratoire donne une valeur moyenne de 13.2cm pour la taille à partir de laquelle le dimorphisme sexuel externe apparait. Si des individus de taille inférieure à 13cm ont été principalement utilisés, c'est en raison des contraintes apportées par l'appareillage expérimental (taille du tube

cachette, cf ch.IIIa3). L'origine exacte des différents lots de G.petersii qui parviennent au laboratoire reste inconnue car les importateurs ne révèlent pas l'origine de leurs sources. Il semble néanmoins qu'un certain nombre d'individus de G.petersii proviennent du Nigéria dans la partie basse du bassin du Niger, en aval du barrage de Kainji (cf. ch.IIa).

Le nombre d'individus étudiés dans les autres espèces est plus faible car ces espèces sont rares chez les revendeurs (exception faite de B.niger). Dans chaque espèce, les nombres respectifs d'individus testés ont été les suivants (longueurs standard en cm) :

3 B.brachyistius (9.8/10.5/11.6); 1 B.longicaudatus (12.3);
3 B.niger (7.9/8.4/9.0); 3 C.tamandua (10.7/11.2/11.5);
2 C.rhynchophorus (12.8/13.0); 5 H.bebe (11.2/11.2/11.9/13.1 13.3); 4 M.cyprinoides (11.6/12.6/13./13.7); 3 M.moori (9.4 9.8/10.3); 2 M.paucisquamatus (6.8/8.9);
1 M.deliciosus (19.7); 2 M.zanclirostris (11.6/14.3);
3 M.rume (13.2/17.4/18.0); 2 P.bovei (6.7/7.2);
5 P.isidori (3.8/6.2/6.3/6.9/7.0).

Un certain nombre d'individus proviennent de marchands spécialisés mais seize d'entre eux sont des spécimens d'origine identifiée : ils proviennent de pêches effectuées soit dans l'El Beid (Nord-Cameroun/Nigeria) ou dans des petits affluents de l'Ivindo (Laboratoire de Makokou, Gabon). Ces différents espèces de mormyres présentent une grande diversité dans leurs caractéristiques éco-éthologique. La plupart sont insectivores et/ou granivores mais les Mormyrops sont prédateurs d'alevins et de petits poissons, les Hyperopisus consomment des mollusques. Certains sont des poissons de pleine eau, parfois migrateurs potamiques (B.niger, H.bebe, M.cyprinoides, M.rume, P.bovei) avec des relations plus ou moins étroites avec le fond; d'autres espèces sont associées à des substrats sablo-rocheux

(C.tamandua et C.rhynchophorus) ou limoneux (G.petersii). Les poissons de l'Ivindo ont pour leur part des caractéristiques de raciation géographique en raison de l'isolement du bassin créé par les chutes d'Ikéla.

Une grande variété existe enfin au niveau des caractéristiques de l'impulsion de la décharge (cf. ch.Ic). Ils sont rassemblés en deux catégories : les mormyres à impulsion brève (ensemble des phases principales <0.7ms) et qui représentent 10 des 14 espèces testées et les mormyres à impulsion longue (>0.7ms) (genres Mormyrus et Mormyrops et B.longicaudatus).

IIIa2 Stockage du matériel biologique

Les animaux sont stockés dans différents aquariums du laboratoires avec un rythme circadien d'éclairement de 12:12, mais sous diverses conditions. Ils peuvent être maintenus en groupes polyspécifiques dans des aquariums de 600 à 800 litres ou monospécifiques dans des aquariums de 200 à 230 litres. Ils peuvent également être maintenus individuellement dans des bacs de 30 à 35 litres. Le fond de la plupart des aquariums est recouvert de gravier ou de sable et une végétation y est implantée. Pour les aquariums individuels les poissons ne disposent que d'une cachette (tube plastique, morceaux de poteries). La température de l'eau dans ces bacs de stockage varie de 23°C à 25°C. La conductivité dans ces bacs est variable et n'est pas contrôlable. Les valeurs de conductivité relevées se sont étagées entre 500 et 2000 uS.cm-1. Cette conductivité n'a été maitrisée et maintenue au niveau du stockage à des valeurs relativement basses (<250uS.cm-1) que pour les expériences portant sur les effets du milieu sur l'expression des réponses.

IIIa3 Enceintes expérimentales

Les expériences ont été conduites dans deux types d'aquariums : des bacs de 30 litres (50x25x25cm) ou de 60 litres (50x40x40cm). L'eau est filtrée et aérée par un système à air comprimé placé dans l'enceinte ou bien au travers d'un système de filtres extérieurs (EHEIM). Elle est chauffée par des résistances commandés par thermostats (bilame ou électronique) situées dans l'enceinte ou dans le système de filtre.

Pour les études avec des individus résidents, l'aquarium est équipé un fond sableux, de végétation et quelques escargots, ce qui permet d'obtenir un milieu équilibré et limite les perturbations extérieures qu'apporte le nettoyage. Pour les tests de courte durée, l'aquarium n'est pas équipé.

Les individus disposent d'une cachette sous la forme d'un tube de 12 à 13cm de long et de diamètre intérieur 3.8 à 4 cm. Ce tube est obtenu à partir d'un filtre Pasteur, scié à ses extrémités; constitué d'une porcelaine poreuse, il est supposé ne pas déformer le champ électrique du poisson. Le tube est le plus souvent posé sur le fond, mais peut être également utilisé suspendu à une dizaine de centimètres du fond. Lorsque la taille de l'animal est supérieure aux dimensions des tubes de porcelaine, un grillage plastique à maille fine (0.1cm), formé en cylindre, est alors proposé comme cachette au poisson. Le but de ces tubes ou cylindres est de stabiliser les animaux testés en un endroit donné de l'enceinte. Les poissons adoptent sans réticences les cachettes qu'on leur propose et d'autant plus facilement qu'ils y ont été habitués au cours de la période de stockage. L'occupation et la stabilisation dans la cachette se font avec des latences plus ou moins longues (1 heure à quelques jours) et il est parfois nécessaire de renforcer la stabilisation par un éclairage placé audessus de l'enceinte expérimentale. Une source lumineuse rouge de 25W ou 40W

permet de limiter l'activité locomotrice et exploratoire de ces poissons au moeurs nocturnes.

Plusieurs configurations expérimentales ont été développés avec comme support le tube cachette fourni au poisson. Elles sont représentées dans le schéma 7.
Dans l'appareillage originel (dispositif 1), le tube de porcelaine auquel sont fixées les électrodes de réception (2 plaques d'argent 1x1cm), est situé perpendiculairement et à égale distance de deux plaques de graphite (5x20cm) accolées aux faces du bac expérimental dans sa grande longueur (50cm).
Le dispositif 2 est contitué d'un même tube de porcelaine, équipé d'électrodes réceptrices, et à proximité duquel est placé un organe électrique artificiel composé d'un dipôle formé par des sphères d'argent (Ø:0.15cm). Cet organe artificiel configure un champ électrique analogue à celui créé par l'organe électrique d'un G.petersii (140).
Le dispositif 3 est constitué d'un tube de porcelaine portant les électrodes au niveau de la paroi interne. Ces électrodes sont fabriquées à partir d'un cylindre de graphite (Ø 0.2cm), elles traversent la paroi mais sont isolées par un mastic au silicone sauf sur la face (3.1mm2) affleurant la surface interne du tube. Deux tubes ont été ainsi équipés avec une distance interélectrodes de 2cm. Le dispositif 3a comporte 5 couples d'électrodes alors que le dispositif 3b comprend vingt-quatre électrodes arrangées en trois lignes de huit électrodes disposées à 120°. Ces dispositifs ont été utilisés sur des fonds sableux de 2 à 3 cm d'épaisseur qui permettent d'enfouir le nombre important de fils reliés aux électrodes jusqu'au bord de l'aquarium. Ces fils sont reliés à des matrices qui permettent de choisir et combiner les couples d'électrodes. Dans ces dispositifs, les électrodes servent à la réception comme à la stimulation.

IIIa4 Procédures pré-expérimentales

Les manipulations pré-expérimentales des individus à tester présentent des modalités diverses qui sont fonction du type de stockage de l'animal et de l'expérience prévue.
Pour des analyses comparatives et des tests simples, les individus conservés isolément sont introduits dans l'enceinte expérimentale après un bref séjour (10 à 30mn)dans un milieu de conductivité proche, mais supérieure à celle du bac expérimental. Cette procédure a pour but d'éviter un choc halin trop violent et permettre à l'animal l'ajustement des ses mécanismes de régulation osmotique. On procède de façon semblable pour les individus stockés en groupe mais on allonge la période d'acclimatation (30 à 60mn) pour favoriser la restauration des mécanismes comportementaux associés à l'isolement. Après la période d'acclimatation, l'animal est placé dans l'enceinte expérimentale ou débute une seconde période d'acclimatation au milieu. Cette période se termine lorsque l'animal est stabilisé dans le tube. Les poissons conservés isolément se stabilisent beaucoup plus rapidement (10 à 25mn) que les membres extraits d'un groupe. Il a été parfois nécessaire de conditionner les spécimens les plus actifs, au point de vue moteur, à se tenir dans le tube de façon régulière. Ce conditionnement est effectué en utilisant la réaction de frayeur que provoque un choc sur le bord de l'aquarium ou en contraignant l'animal à pénétrer dans le tube grâce à une baguette plastique.

Les G.petersii se stabilisent de façon caractéristique, avec la bouche à l'orée du tube et ne laissent dépasser que l'appendice mentonnier. Les individus les plus long adoptent cette position quitte à laisser dépasser le pédoncule caudal à l'autre extrémité du tube. Cette position avec le museau à l'orée du tube est prise pratiquement par toutes les espèces quelle que soit leur taille. Toutefois, P.bovei et P.isidori, petites espèces, se placent préférentiellement au milieu du tube et sont de ce fait difficile à surveiller.

Dans les expériences suivies sur un individu, l'animal est placé dans l'aquarium expérimental pour des périodes de plusieurs semaines et les expériences ne prennent place qu'après une acclimatation de plusieurs jours. La stabilisation dans le tube est alors constante et les mouvements hors de la cachette n'apparaissent que durant la période nocturne.

IIIa5 Conditions de milieu

La maitrise des conditions de température, conductivité et pH dans le milieu expérimental a été relative durant les premières expériences. Certaines comparaisons entre résultats ont été de ce fait rendue difficiles. Une homogénéisation des conditions expérimentales s'est dégagé peu à peu avec la progression de l'expérimentation et avec l'apport des donnés de terrain. Une standardisation est intervenue et la plupart des expériences décrites sont en condition standard (c.s.) avec les valeurs suivantes pour les caractéristiques physiques de l'eau contenue dans l'enceinte expérimentale :

- température 26+/-2°C pour les poissons sahéliens, 22+/-2°C pour les poissons du Gabon
- conductivité 100+/-20uS.cm-1
- pH 6 à 7.5
- éclairement inférieur à 20 lux (sauf contention lumineuse)
- le titre hydrotimétrique n'est pas contrôlé en raison des installations variées (fond sable, plantations).

IIIa6 Acquisition et traitement des données temporelles

Le montage expérimental est représenté dans le schéma 8. Les variations du champ électrique sont analysées au travers d'électrodes de réception. Les signaux correspondant aux

impulsions de la décharge sont amplifiés différentiellement. Les préamplificateurs utilisés ont été successivement des Tektronix série 122, puis des Palmer 8120. Des tiroirs d'oscilloscope Tektronix modifiés, ont également été utilisés comme préamplificateurs : 3A3 pour la série 560, 5A22N pour la série 5100. Le signal amplifié est alors mis en forme (signal carré monopolaire 3/5V d'amplitude, durée 0.5/1ms). La durée excède celle de l'impulsion du poisson et permet d'éviter un redoublement de mise en forme lorsque le signal amplifié est filtré ou lorsque le poisson se déplace perturbant ainsi l'enregistrement. Cet événement est fourni à une horloge programmable (DK8EPS) d'un ordinateur LAB8/E de Digital Equipment Corporation. L'ordinateur est programmé pour calculer la durée des intervalles interimpulsions soit en millisecondes, soit en dixièmes de millisecondes pour les études fines des latences (Programmes en Fortran II). Dans le cas d'une programmation en Fortran IV, la précision n'atteint que la milliseconde. Les durées des intervalles sont stockées par ordre événementiel en mémoire vive ou sur des mémoires mortes périphériques (DecTape ou Disques RK8E). Ces données sont traitées, en dehors des périodes d'acquisition, et conservés sous formes d'histogrammes (cf.chap.IIb2).

IIIa7 Aperçu sur les données comportementales motrices

Dans un certain nombre d'expériences, le comportement moteur de l'animal a également été observé. L'observation est faite directement au moyen d'un système de miroirs et de fenêtres ménagées dans un ensemble isolant optiquement (papier calque) l'enceinte où se trouve le poisson, de l'expérimentateur. En effet, les mouvements de celui-ci sont très bien perçu par l'animal et provoquent chez de nombreuses espèces de fortes perturbations de comportements. D'autre part l'observation directe est préférable pour enregistrer les mouvements fins des différents actes moteurs associés aux

réponses à un signal.
Une autre méthode a consisté en une surveillance de la position de l'animal dans le tube grâce à un circuit de télévision fermée, qui permet un éloignement suffisant de l'expérimentateur et une meilleure isolation vibratoire et acoustique. Toutefois, la rèsolution des systémes caméra-moniteur utilisés ne permet qu'une observation des déplacements généraux du corps. Pour cette raison aucune approche sur image enregistrées n'a été faite. Les résultats des observations du comportement moteur viennent en complément des analyses du comportement électromoteur et interviennent pour la validation de réponses électromotrices au cours de phases expérimentales "critiques" (recherche de seuils, variation spatiale de l'émission du signal...).

IIIa8 Procédures de stimulation

Les stimulations (signaux), délivrées aux animaux au travers des divers types d'électrodes (cf.IIIa3) ont été générées de deux façons différentes. Le premier type de génération est accomplie grâce à un générateur de chocs carrés (Tektronix 161). L'appareil a été modifié par l'adjonction d'un système électronique logique qui régule, au travers d'un ensemble de résistances, la puissance de la triode de sortie. Cet ensemble logique permet une commande digitalisée de l'amplitude du signal et 9 valeurs discrètes peuvent être programmées. La durée du signal généré peut être également commandée en agissant sur la durée du signal de déclenchement. L'ensemble des commandes est assurée par des portes de sortie de l'ordinateur LAB8/E (logique VC8E ou DR8E). Le signal produit est transmis aux électrodes de stimulation par l'intermédiaire d'une unité d'isolement BioElectrics ISA 2.5.

Le second type de génération du signal est accomplie directement par l'ordinateur grâce à un convertisseur analogique-digital (VC8E) qui délivre un signal de +/-5V maximal avec une résolution de 10mV (10bits). La routine de génération en langage machine permet une résolution temporelle de 10.2us par point. Le signal produit est amplifié par un amplificateur en courant continu qui maintient en sortie ouverte une différence de potentiel de 30V. Dans le cas de la génération d'un signal carré monopolaire, l'unité d'isolement BioElectrics est utilisée. L'avantage de ce type de génération est de pouvoir produire un signal reproduisant la forme de l'impulsion de la décharge. Les valeurs d'amplitude du simili-signal sont programmées par l'ordinateur à partir d'une banque de signaux des différentes espèces.

L'émission des signaux est programmée pour être en relation avec les impulsions du poisson qui sont analysées. Le délai entre impulsions et signal est calculé avec une précision de 100us (Fortran II) ou de +/-1ms (Fortran IV). Après chaque impulsion reçue par l'ordinateur, une série de tests sur les intervalles précédents permet de déterminer la régularité de la décharge et de déterminer la probabilité de la durée de l'intervalle qui débute (cf.IIb2). Selon la complexité des tests et le logiciel, le délai minimum entre impulsion et génération du signal varie de 1.5ms à 5ms. Cette restriction de l'appareillage empêche donc l'exploration complète de la période endogène de l'animal.

IIIa9 Critères de réponse

Aprés émission du signal (et son retour), l'ordinateur analyse et stocke la séquence des intervalles interimpulsions du poisson. Dans une séquence expérimentale sont conservés (cf. schéma 10) :

i-les cinq intervalles précédant celui où le signal est émis

ii-le délai d'émission (et la répétition éventuelle du signal)
iii-les intervalles suivants (10 à 30 selon les types d'expériences)
iv-des commentaires codés relatifs à la surveillance

Des contrôles sont effectués entre les différentes stimulations dans les séries. Ces contrôles peuvent être ponctuels : stimulation à blanc, le programme se déroule dans les conditions expérimentales mais la génération du signal n'est pas effectuée (cf. schéma 9). Ils peuvent être également systématiques : toutes les autorisations de stimulation sont prises en compte, la stimulation est à blanc, et seul la latence de l'impulsion suivante est analysée.

La réponse existe lorsque les séquences post-stimulus ou les distributions des latences dans une série expérimentale diffèrent des contrôles de façon caractéristique et reproductible. Des tests statistiques ont été effectués ponctuellement, pour chaque type de réponse, mais n'ont pas été effectués sur chaque stimulation. Ils portent sur les distributions des intervalles après stimulation et reposent sur la comparaison des limites de confiance de la distribution avec des valeurs de 5 ou 10%.

IIIa10 Utilisation des données

Les données expérimentales sont regroupées par type de réponse (cf.IIIb). On considère alors la probabilité de réponse (PR) ramenée au nombre de signaux émis avec les mêmes caractéristiques (durée, amplitude, délai). La probabilité de réponse peut différer significativement de la distribution contrôle des intervalles même pour des valeurs très basses de cette PR (<0.2). Toutefois pour délimiter le domaine d'un type de réponse, on utilise comme valeur bordante une PR de

0.5. Cette valeur de 0.5 de la PR aurait pu également être utilisée pour definir les valeurs seuils du signal provoquant cette réponse; mais , étant donné le faible nombre de données pour un groupe de paramètres dans une série expérimentale, on a préféré fixer le critère du seuil de réponse pour une PR>0.7 (soit 7/10 ou 4/5).

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIB

ASPECTS QUALITATIFS : REPERTOIRE DES REPONSES ELECTROGENES

A la base de toute étude de variation rythmique induite, il convient d'établir un répertoire englobant toutes les réponses possibles à un signal. Ce sont les définitions qualitatives de ces réponses qui sont présentées dans ce chapitre, chaque réponse définie sera ensuite étudiée plus en détail et discutée au cours des chapitres suivants.
Pour obtenir un répertoire de base des réponses, on a utilisé un seul signal comme stimulus de l'ensemble ou partie des différentes entrées électrosensorielles du système sensorimoteur particulier des mormyres.

IIIb1 ETABLISSEMENT DU REPERTOIRE

i-Conditions de définition

Pour se limiter à des conditions comportementales naturelles dans l'utilisation du signal exogène, il était nécessaire de connaitre quelques valeurs de différences de potentiel dans le champ créé par les impulsions des poissons étudiés. Deux valeurs du gradient ont été mesurées pour

différentes espèces.

Une mesure des différences de potentiel a été effectuée sur des poissons, confinés dans une pochette de grillage plastique fin, à l'aide d'une paire d'électrodes de graphite espacées d'un centimètre, ce qui permettait une mesure directe du gradient en mV.cm-1. Les valeurs maximales d'amplitudes (mesurées pic à pic) ont été recueillies à 1+/-0.2cm de l'organe électrique avec une orientation parallèle à celui-ci et à 5+/-0.5cm de la tête, sur l'axe interoculaire.

Les valeurs moyennes des amplitudes mesurées sont rassemblées avec d'autres valeurs caractérisant spécifiquement les impulsions de décharge dans le tableau III.

La caractérisation des réponses du répertoire a été réalisé en utilisant des signaux d'amplitude inférieure à 50mv.cm-1, mesurée dans l'axe du tube cachette. L'amplitude de signal produit est limitée par la résistance de l'eau au passage du courant généré entre les électrodes de stimulations et les caractéristiques des générateurs et des unités d'isolement. Les amplitudes utilisées restent donc largement inférieures à celles que l'on peut observer à proximité d'un poisson dans les conditions de milieu définies (25°C, 100uS.cm-1).

Les réponses ont été caractérisées au cours de l'activité de repos des individus (cf. chap.IIb1) ou durant des mouvements de nage sur place se produisant à l'intérieur du tube.

On utilise la méthode de calcul de prévision de la durée de

l'intervalle qui commence avec l'impulsion précédant le signal exogène, et qui permet d'apprécier la variation de la date d'arrivée de l'impulsion suivante (cf.chap.IIb2,ii). On définit une zone de probabilité de fin de période plus ou moins étendue selon le seuil qu'on lui affecte.

ii-Critères de caractérisation des réponses

Si l'impulsion émise immédiatement après le signal exogène, arrive hors de la zone temporelle de probabilité , on considère qu'il y a réponse électrogène au stimulus. La réponse est donc immédiate et qualifiée de premier ordre.
Si l'impulsion n'apparait pas hors de cette zone, mais que l'on constate une altération significative de la durée sur le ou les intervalles suivants (toujours estimés), on considère la réponse comme de second ordre (différée). La réponse peut être également composée de ces deux types de réponses et est alors qualifiée de composite ou multiple.

IIIb2 REPONSES DU PREMIER ORDRE

On distingue dans les réponses de premier ordre, celles qui se produisent plus tôt que la limite inférieure de la zone de probabilité (précession) de celles qui se produisent plus tard que la limite supérieure (suspension), (cf.sch.11).

i-Réponses de précession

Pour caractériser les réponses de précession , on utilise la latence de l'émission de l'impulsion par rapport au signal exogène. Divers aspects de réponses de précession sont illustrées dans les figures 8 et 9. Suivant l'augmentation des latences de réponses, on distingue des zones temporelles caractérisant un type de réponse (cf.Sch.11a). Ces zones temporelles sont définies par rapport à l'occurrence du signal exogène et n'ont pas de correspondance directe avec la période endogène.

La zone temporelle la plus proche du stimulus, caractérise une Réponse Directe, RD. Elle est contigue à la zone où s'exprime la Réponse Echo, RE (fig.8b). Cette réponse à courte latence, conditionnant probablement les relations temporelles entre impulsions de partenaires observées au cours des comportements d'affrontement (108,109,125,198,213,287) entre deux individus, a été nommée à partir de l'appellation américaine (287) qui correspond mieux aux mécanismes mis en jeu, que celle de "preferred latency response"(109,221). La réponse écho n'est cependant pas tout à fait superposable à l'echo response' et les différences seront discutées ultérieurement (cf.IIId5).
La zone suivante définit les Réponses Rapides, RR, qui présentent diverses expressions (fig.8c,e,f et fig.9c) et peuvent être à l'origine de réponses composites (fig.11). Si pour les deux premiéres zones, la largeur est bien fixée, la

borne inférieure de la zone de RR est plus fluctuante et la borne supérieure dépend du critère utilisé dans la détermination de la période attendue.

ii-Réponses de suspension

Le poisson peut suspendre l'émission de sa décharge pendant un laps de temps assez long (jusqu'à plusieurs minutes), mais on considère que dès qu'une impulsion arrive après la zone temporelle de probabilité, on est en présence d'une suspension temporaire de la décharge (cf.Sch.11b). Dans la caractérisation des suspensions, on ne prend plus en compte la latence séparant l'impulsion du signal. On exprime la durée de la suspension de la décharge par un nombre de périodes de base. La période de base correspond à la période endogène attendue.

Si la suspension est brève et ne dépasse pas deux périodes, on considère que le poisson a reporté l'émission de son impulsion avec un simple "shift", il s'agit d'une Réponse par décalage, RS.
Si la suspension est supérieure à trois périodes, on considère qu'il s'agit d'une Réponse de Pause Immédiate, RPI (fig.8d,g et fig.9d). Des critères de variabilité de durée de cette pause limitent la zone temporelle correspondante à 20à30 périodes.
Lorsque la suspension est supérieure à 30 périodes, on a alors une réaction d'arrêt, RA. Cette réaction prolonge la

RPI, en maintenant un blocage de l'émission pendant des durées allant de dix secondes à plusieurs minutes.

IIIb3 REPONSES DE SECOND ORDRE ET COMPOSITES

Les réponses composites sont bien plus fréquentes que les réponses de premier ordre isolées. Elles présentent diverses modalités de second ordre suivant presque toujours une réponse de premier ordre. Dans quelques cas une réponse de premier ordre n'apparait pas et seule s'exprime une réponse de second ordre, réponse différée (fig.10).

i-Réponses composites à partir d'une précession

Une réponse de précession peut être suivie :

-d'une bouffée stéréotypée (fig.11a) lorsque le poisson présente spontanément ce type de comportement au cours de l'activité de repos (fig.11b)

-d'un raccourcissement progressif de la période suivie d'une régularisation (fig.11c).

-d'une régularisation à partir de la fréquence de PIR, si celle-ci est atteinte à la réponse de premier ordre (fig.11d et cf.fig.40)

-d'une réponse de pause sur plusieurs périodes attendues, réponse par pause différée (RPD) (fig.11e).

C'est surtout ce dernier type de réponse, aisément quantifiable, qui sera étudiée en détail (cf.IIIh2).

ii-Réponses composites à partir d'une suspension

Les autre réponses composites présentent un ordre inverse : la réponse de suspension précède une altération du rythme par rapport à la périodicité prévue. Toutes les suspensions provoquent l'altération ultérieure du rythme qui le plus souvent n'est pas caractérisable et ne porte que sur quelques intervalles (fig.11f). Une réponse de ce type est néanmoins caractérisable. Elle correspond à l'expression d'une pause puis d'une réponse de régularisation (fig.11g) autour de la PIR qui s'exprime comme dans le cas d'une réponse composite avec précession.

L'altération après la pause peut également s'exprimer sous forme d'arrêts consécutifs sur les deux ou trois intervalles suivants. Etant donné les difficultés rencontrées pour quantifier et caractériser les suspensions de premier ordre, aucune tentative n'a été faite dans ce cas pour corréler ces ralentissements post-arrêts. En effet, si la définition de la PIR à partir de l'activité rythmique endogène est relativement simple, aucune référence n'est apparue pour déterminer un critère d'accroissement de la période.

IIIb4 VARIABILITE DU REPERTOIRE CHEZ LES MORMYRES

Le répertoire de toutes les réponse précédemment décrites n'a pas été étudié systématiquement chez toutes les espèces et on s'est contenté pour cette analyse comparative de relever la présence des réponses rencontrées à l'occasion d'une étude systématique de la réponse écho et des suspensions de décharge. Le tableau IV rassemble les données obtenues dans les différentes espèces lors de cette étude. La réponse écho est absente chez quatre espèces (B.longicaudatus, M.rume, M.deliciosus, M.zanclirostris).

Dans les réponse de suspension, la réponse par pause différée apparait plus fréquemment que la réponse par pause immédiate. Toutefois, pour la réponse directe,RD et la réponse par décalage,RS, les données pour la plupart des espèces manquent, en premier lieu en raison de la faible probabilité d'apparition, mais surtout car elles ont été considérées longtemps comme non caractéristiques.

IIIb5 REMARQUES SUR LE REPERTOIRE

Les tests pour l'établissement du répertoire ont été effectués avec un seul signal. On ne peut considérer que l'absence d'une réponse chez une espèce est un caractére spécifique. La réponse de pause avait été étudiée avec des trains de signaux chez G.petersii, avant de constater qu'un

seul signal pouvait être responsable de cette réponse, à condition de se placer à d'autres moments de la période (296,299). La démarche de l'analyse comparative qui a été effectuée dans ce travail, est inverse et ne doit pas préjuger des résultats que l'on obtiendrait sur une étude plus étendue du répertoire des différentes espèces.

En réponse à un signal unique apparaisent donc des variations spécifiques et génériques. Certaines variations génériques ne peuvent être tenues pour certaines, eu égard au faible nombre d'individus testés et alors qu'on constate une forte variation intraspécifique. En effet, celle-ci doit toujours être prise en considération même dans l'étude de la réponse écho. La distinction des réponses devrait également être effectuée avec les classes d'âge dans une espèce. Apparemment, les individus présentent une ontogénèse rythmique qui associe au contrôle plus précis de la rythmicité, la croissance et la maturation sexuelle. Ce point sera également abordé à propos de la réponse écho.

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIC

LA REPONSE DIRECTE

Au cours de ces travaux, la réponse directe est restée longtemps inaperçue car elle ne s'exprime que sous des conditions très particulières. Il est difficile de discerner s'il s'agit d'un artefact, d'une réponse galvanique ou d'une réaction appartenant aux mécanismes de communications. Les arguments qui l'ont fait associer à l'ensemble des réponses électrogènes sont développés dans la discussion. La partie électrosensorielle du système n'intervient pourtant pas dans la médiation de cette réponse directe.

IIIc1 CONDITIONS D'OBTENTION

Les conditions d'obtention sont particulières et impliquent l'utilisation d'un dispositif de type 3b (cf.Sch.7). Il permet une stimulation localisée et intense et y associe une variation spatiale rapide du champ électrique de la stimulation.
La stimulation n'est efficace que lorsqu'elle est effectuée autour de la partie postérieure de l'animal. La réponse est obtenue plus aisément lorsque la ligne de courant maximum traverse le corps du poisson. Une stimulation parallélement à l'axe principal permet également d'obtenir une RD. Les amplitudes du signal sont comprises dans une gamme 20à50mV.cm-1. La réponse est fréquemment obtenue chez les poissons à impulsions longues (cf.fig.12a), mais elle est présente chez G.petersii et peut être mise en évidence systématiquement. L'analyse de données précédemment recueillies, permettent d'affirmer son existence chez M.cyprinoides (cf.tab.IV).

La réponse se produit lorsque le signal arrive tardivement (80/100ms) dans des périodes prévues de 120à160ms. Chez G.petersii, elle peut aussi apparaitre au cours de phase de régularisation (périodes de 60/80ms). En focalisant sur l'obtention d'une RD les paramètres de stimulation, on ne peut toutefois observer une fréquence d'apparition supérieure à 20% dans des séries de 20à25 stimulations (fig.12a).

IIIc2 LATENCES DE REPONSES ET COMMANDE SPINALE

Les latences des réponses sont distribuées dans une zone temporelle étroite qui couvre 2à3ms. Le centre de la zone est situé à 6 ms du début du signal exogène. Le mode est comparable chez les poissons à impulsions longues (cf.fig.33a) et chez G.petersii. Chez ce dernier, la zone temporelle s'étend sur deux millisecondes lorsqu'on emploie une résolution élevée (0.25ms), et la distribution des réponses est bimodale avec un intervalle de 1ms entre les deux modes (cf.fig.12b). Les latences étant comparables aux données classiques sur le temps de transfert de la commande à partir du relais médullaire (100,138), on a essayé de préciser les durées de certains mécanismes spinaux associés à la commande.

Les figures 12c et 12d donnent des valeurs physiologiques obtenues dans la partie spinale du système électromoteur.
Un artefact expérimental permet de mesurer des paramètres relatifs au fonctionnement de l'organe électrique et des électromotoneurones. Si l'on transfère un poisson maintenu dans un milieu conducteur (500/1000 uS.cm-1) vers un milieu beaucoup moins conducteur (60/80uS.cm-1), on observe un dédoublement de l'impulsion de décharge. (fig.12c) La modification brutale de la concentration ionique de l'eau provoque un déséquilibre (choc halin) des mécanismes de régulation osmotique. Le déséquilibre affecte plus particulièrement les membranes des électrocytes qui, aprés

repolarisation, se dépolarisent à nouveau et de façon assez synchrone, et déterminent l'apparition d'une seconde impulsion. Le déséquilibre osmotique semble affecter la sensibilité des électromotoneurones qui déclenchent une nouvelle mise à feu de l'organe électrique. Cette mise à feu non commandée central ement se produit avec une latence de 3.2/3.9ms après l'émission de l'impulsion effectivement commandée par le signald'origine bulbaire.
Un autre élément sur le décours temporel de la commande de la décharge peut être obtenu immédiatement en aval du crane en stimulant directement la moelle épinière mise à nu. Cette stimulation, sur une préparation de P.Enger, a permis de constater (à23.5°C) un temps de transfert de l'ordre de 5.8ms pour obtenir une impulsion à partir de l'application du stimulus (fig.12d).

IIIc3 DISCUSSION

Cette réponse directe correspond-t-elle à une réalité comportementale et dans ce cas, quels en sont les avantages? Il semble en effet que la réponse directe soit la conséquence d'une stimulation de l'axe nerveux spinal. Si l'organe électrique se dépolarisait sous l'effet du signal exogène, l'effet serait intantané.Une stimulation directe des nerfs électriques ou des électromotoneurones doit également être exclue pour des raisons de latence. Les latences correspondent par contre à celles obtenues par stimulation de la moelle.

D'autre part les amplitudes utilisées pour l'obtention de la RD appartiennent à la gamme qui provoque la réponse écho (cf.prochain chapitre). Chez les individus stimulés au travers d'un dispositif de type 3b, on obtient, avec un signal de même amplitude, une réponse directe en stimulant caudalement et une réponse écho en stimulant la région céphalique. Les amplitudes de stimulation sont inférieures aux valeurs normalement observables dans le champ d'un

poisson sous conditions naturelles (cf.tab.III), et on se trouve dans des conditions biologiques. Un signal unique permet l'apparition d'une impulsion alors que naturellement le signal de commande est redoublé par le relais médullaire dans le tractus spinal descendant (100,138). Le dédoublement du signal de commande est indispensable pour permettre la synchronisation et la mise à feu effective de l'organe par les électromotoneurones (128,131). On peut supposer que le redoublement du signal de commande est obtenu artificiellement par un effet antidromique qui atteindrait les cellules du relais médullaire, provoquerait en retour un second signal atteignant les électromotoneurones suffisemment tôt pour autoriser la génération d'une impulsion normale. L'espacement entre les deux impulsions du signal dédoublé de la commande est un peu supérieur à 2ms (100). La conduction spinale n'est pas assez rapide pour permettre un tel processus. Il faut donc supposer que la réponse est initiée uniquement par une stimulation antidromique du relais médullaire, qui produit alors un double signal de commande normal, et que la stimulation du tractus medullo-spinal est inefficace dans le sens orthodromique.

La réalité biologique de la réponse directe est plausible si l'on se réfère à certaines observations comportementales. Au cours d'expériences interspécifiques, Bauer et Kramer (106,109) constatèrent l'apparition dans l'activité rythmique d'un G.petersii territorialisé soumis à l'intrusion d'un M.rume, l'apparition de hautes fréquences (125-140Hz). Dans ce cas, il ne s'agit pas d'une réponse directe du G.petersii car la décharge de son adversaire ne dépasse pas 25Hz; mais du fonctionnement autocorrélé de la décharge. Une fréquence supérieure à 140Hz a été également retrouvé par Kramer (219) en utilisant une séquence préenregistrée pour stimuler un G.petersii isolé. Dans les deux cas, on constate bien l'apparition d'un rythme plus élevé que ne le permettrait une réafférenciation par les électrorécepteurs. Or dans les deux cas l'animal présentant

ces hautes fréquences a été soumis à des signaux de forte amplitude : l'énergie développée par une impulsion de M.rume est 30 fois supérieure à celle d'un G.petersii (cf.tab.III) et dans le cas de la stimulation artificielle, le gradient de potentiel à la hauteur des nageoires dorsale et anales dépasse 50mV.cm-1. Ces fortes amplitudes des champs semblent sensibiliser les axones descendants (cf.100) et entrainer le déclenchement d'une nouvelle décharge par autostimulation de l'impulsion précédente sur la moëlle. la stimulation qu'effectue l'impulsion du poisson sur sa propre moelle. Il émet alors avec le cycle le plus court possible. Ces cycles ultra-courts sont efficaces non seulement au point de vue signalisation mais permettent également à l'individu de couper totalement les entrées électrosensorielles grâce aux mécanismes centraux du signal associé à la commande (137,371).

La réponse directe n'a pas été encore décrite au cours des interactions de type aggressif entre deux conspécifiques. Elle semble cependant exister dans des graphiques de corrélation d'impulsions déjà publiées (217). Son expression reste cependant à un niveau de probabilité basse puisque d'autres modifications rythmiques apparaissent, ce qui expliquerait qu'elle n'ait pas été décrite jusqu'à présent.

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIID

LA REPONSE ECHO

Dans son échelle temporelle périodique, le poisson peut percevoir un signal exogène et émettre très rapidement une impulsion en réponse au signal. Cette réponse à latence courte est caractéristique et facilement obtenue dans des situations comportementales variées. Elle a été mise en évidence au cours d'étude comportement entre deux individus (125,287) mais se rencontre également chez des poissons en groupe si le nombre d'individus est suffisant (cf.fig.30).
La possibilité d'obtenir une réponse de latence comparable avec un signal unique a déterminé cette partie de l'étude, restreignant les implications comportementales et permettant une analyse plus précise du mécanisme mis en jeu. Les modalités d'expression de la réponse à un seul signal ont entrainé l'appellation de réponse écho (RE), calquée sur l'appellation ("echo response") de Bell et al.(287). L'autre dénomination ("preferred latency response",213-219,221) donne une image moins précise du phènomène. La RE correspond à un mécanisme reflexe et est en partie à l'origine des expressions de l"echo response" décrite avec une stimulation par trains constants (287).

Le signal unique provoquant une réponse écho doit satisfaire à deux critères dans ses paramètres : une amplitude suffisante et une occurrence à un moment précis de la période endogène de l'animal. Sous ces conditions, on obtient une réponse au signal avec une latence variant de 9à14ms. Ces limites définissent la RE et la distingue des réponses rapides (latences supérieures à 15ms),(cf.IIIe). Pour des caractéristiques fixes du signal, la probabilité d'apparition de la réponse (PRE) peut varier en fonction des

conditions physiologiques du poisson. Les RE sont le plus souvent suivies de modifications du rythme de décharge, qui peuvent être ou non des réponses caractérisées. Les réponses de régularisation (cf.chap.IIIf) et les réponses de suspensions (cf.IIIh2) seront analysées plus particulièrement.

IIId1 CONDITIONS D'OBTENTION

i-Amplitude du signal

Lorsque l'on fixe la relation temporelle (occurrence) entre le signal et une impulsion émise au cours de l'activité de repos à une valeur suffisement longue (80à100ms), on peut faire apparaitre la réponse écho en augmentant l'amplitude du signal. La probabilité d'apparition, PRE, augmente par rapport à celles d'autres réponses. La PRE est proportionnelle à l'amplitude (cf.fig.13). Une augmentation relative de l'amplitude de 1à4 est suffisante pour faire passer la PRE de 0à100%.

ii-Occurrence du signal

Pour une amplitude du signal supraliminaire pour une occurrence donnée, si l'on hâte l'occurrence du signal (en diminuant le délai par rapport à l'impulsion) on constate une décroissance progressive des valeurs de la PRE (cf.fig.14). Inversement, une valeur infraliminaire de l'amplitude pour une occurrence donnée, provoquera une apparition progressive de la réponse avec le retard de l'occurrence du signal.
La probabilité d'apparition est donc étroitement liée à la date d'arrivée du signal dans la période endogène du poisson.

IIId2 SEUILS DES REPONSES

i-Seuil 'absolu'

Il existe néanmoins pour la RE un seuil absolu que l'on peut déterminer en combinant les variations de ces deux

paramètres du signal. Des courbes d'isoprobabilité de réponse (cf.fig.15) peuvent être tracées pour un individu au cours de l'activité de repos. Ces courbes n'indiquent cependant l'apparition de la RE que pour un seul état de réactivité de l'animal. Pour pousuivre efficacement l'étude des conditions d'apparition de la RE, il fallait se fixer un critère de seuil pour la réponse et s'y référer pour les analyses comparatives.

ii-Définition d'un seuil de RE

Un critère de PRE de 1.0 est difficilement utilisable, car un certains nombre de paramètres expérimentaux ne peuvent être contrôlés : par exemple, la position relative du poisson aux électrodes délivrant le signal peut varier, entrainant ainsi des modifications dans l'amplitude perçue par le système électrosensoriel. Une valeur de PRE égale à 70% (0.7) permet d'affirmer que la réponse écho est régulièrement obtenue avec les paramètres utilisés. On peut alors étudier les effets des variations des conditions expérimentales, des conditions endogènes, des facteurs spécifiques ou génériques... sur l'apparition de la RE.

iii-Seuils de RE et Période endogène

Lorsque l'on délivre le signal dans les périodes les plus longues (>200ms) d'une activité de repos, le seuil varie peu avec l'occurrence du signal entre 100 et 200ms (cf.fig.16). Si l'on étudie les périodes moins longues (ca. 120ms) de cette même activité, on constate une variation rapide du seuil de RE dans les 40à50ms précédant la fin de la période. Pour une occurrence identique, le seuil est différent selon que le signal est délivré dans un intervalle long ou très long d'une activité de repos bimodale. Les valeurs de seuils sont cependant comparables vers la fin des périodes prévues. La variation du seuil est rapide entre 60 et 80ms pour toutes les périodes longues chez G.petersii.

Dans les périodes plus courtes que celles de l'activité de repos (<90/100ms), le seuil est notablement plus élevé. L'augmentation d'amplitude nécessaire pour obtenir à nouveau le seuil de RE peut aller de trois à cinq. Si les périodes endogènes ont des durées inférieures à 50ms, on n'obtient pas de RE en général. Chez certains individus présentant une période de régularisation courte, on peut obtenir une réponse écho dès 20ms (cf.fig.17). Une variation du seuil rapide se produit alors lorsque les occurrences varient de 12à18ms.

Les conditions d'apparition de la RE sont variables avec la période endogène. Si l'on exprime la période sous forme cyclique, le moment d'apparition n'est cependant pas dans un rapport de phase strict avec la période. Les relations de phase sont discrètes et montrent qu'on ne peut considérer la période endogène d'un mormyre comme un cycle affectant le fonctionnement de l'ensemble du système électrosensorimoteur. La production de la réponse écho est donc subordonnée à la valeur de la période endogène du poisson: plus la période est brève, plus il est difficile de provoquer une RE.

iv-Seuils et puissance du signal

Si on modifie la durée du signal en gardant l'amplitude constante, on augmente la probabilité de réponse (abaissement du seuil PRE 0.7). La figure 18a montre la relation entre la durée du signal et son amplitude dans l'initiation de la RE. La courbe décrite par le seuil correspond à celle décrivant une énergie (puissance) constante du signal. Les valeurs calculées correspondent au signal type de 0.35ms et d'amplitude 5mV.cm-1.

Les électrorécepteurs impliqués dans la réponse agissent en intégrateurs du courant qui les traverse et ont une constante de temps supérieure à quatre millisecondes (durée maximale du signal testé).

Une relation entre le seuil de RE et l'énergie du signal est également constatée lorsque l'on utilise un simili-signal d'une impulsion de G.petersii (cf.fig.18b). L'énergie du

signal, normalement calculée en intégrant la variation du champ avec le temps, a été estimée par une méthode graphique. On constate que pour des énergies comparables d'un signal type et d'un simili-signal on obtient des valeurs comparables du seuil de réponse d'un individu.

IIId3 LATENCES DES REPONSES

La réponse écho s'exprime dans une gamme peu étendue de latences. Par définition cette gamme est comprise entre 9 et 14ms. Mais les limites de cette gamme et l'expression de la RE sont conditionnées par les facteurs physiques du milieu. Les latences dépendent également directement des caractéristiques du signal.

i-Latences et température

Comme tout mécanisme biologique, la RE est soumise aux effets de la température. La latence dépend des caractéristiques des récepteurs, des vitesses de conduction nerveuse et des transferts synaptiques. La relation entre latence et température est naturellement inversement proportionnelle. La figure 20a donne les latences de RE dans des conditions de laboratoire qui correspondent à la partie supérieure des valeurs observables sur le terrain (les poissons supportent mal les températures inférieures à 20°C en captivité). Le raccourcissement des latences suit assez fidèlement le décours d'un Q10 égal à 2 (50% de diminution du temps de réaction pour une augmentation de 10°C). Les corrélations linéaires sont supérieure à 0.01. On constate que la variabilité des latences est grande aux basses températures, diminue avec le réchauffement du milieu et se stabilise à partir de 25°C.

Pour G.petersii, les latences moyennes à 21°C sont encore inférieures à 14ms, mais descendent en dessous de 8ms à 30°C.

ii-Latences et conductivité

Si la conductivité de l'eau conditionne faiblement le seuil PRE 0.7 (cf.fig.20b). elle ne joue par contre aucun rôle sur les latences de RE (fig.20c). Lorsque les poissons sont en équilibre osmotique avec le milieu, la conductivité ne peut agir qu'en périphérie et ne semble pas provoquer d'effet significatif sur la transduction du signal par les récepteurs ou le décours temporel des mécanismes spinaux d'émission. Il est cependant intéressant de noter que la plus faible variabilité des latences peut être observée pour des valeurs de 100uS.cm-1 qui correspondent à celles du milieu naturel.

iii-Latences et amplitude du signal

La latence de réponse montre une dépendance à l'amplitude d'un signal émis avec une occurrence fixe. Une augmentation de l'amplitude détermine un racourcissement des latences moyennes d' environ trois millisecondes (cf.fig.21) dans la gamme 9/14ms. La valeur minimale observée (ca.9ms), ne peut être dépassée quelle que soit l'amplitude utilisée.

iv-Latences et occurrence du signal

La latence d'expression de la RE est associée à la probabilité de réponse, donc également en relation avec l'occurrence du signal dans la période endogène. Une résolution fine (0.1ms) permet de faire apparaitre dans la distribution des latences, des populations groupées autour de modes prépondérants (cf.fig.22). Que l'occurrence du signal soit de 120 ou 100ms, on ne distingue pas de différences significatives dans la répartition des populations. Par contre, une variation de l'occurence du signal de 40ms (entre 120 et 80ms) entraine une variation significative des distributions de latences. Le mode médian (11ms) devient prépondérant. Pour des occurrences de 60ms, il regroupe une population bien individualisée. Une autre population, plus tardive (mode 14ms) apparait également pour cette occurrence. Pour les occurrences inférieures à 60ms, la PRE décroit très

rapidement et la latence des quelques réponses se répartit entre 11 et 14ms.

v-Latences et période endogène

Les résultats obtenus au paragraphe précédent reposaient sur une étude au cours de l'activité de repos avec des périodes longues (>120ms). Lorsque l'on étudie les périodes courtes, on n'observe pas de population autour du mode le plus rapide, malgré l'augmentation de l'amplitude nécessaire à l'obtention des réponses (cf.fig.22b).

IIId4 ANALYSE COMPARATIVE DES REPONSES

Les différents résultats présentés ci-dessus ont été obtenus chez G.petersii. Ces données illustrent des aspects caractéristiques de la réponse écho et ont été dégagées d'une variabilité individuelle intraspécifique. L'expérimentateur étudiant un mécanisme donné sélectionne les individus étudiés de façon consciente et inconsciente. La comparaison interspécifique s'impose également, puisque la réponse est commune à un bon nombre d'espèces.

Variabilité intraspécifique

i-Seuils

C'est dans les seuils de réponses, quelle que soit la PRE, que la plus forte variabilité entre les individus peut être observée. Le seuil absolu d'un individu comparé à celui du voisin peut varier de plusieurs mV.cm-1. Pour éviter les effets de l'état comportemental, des facteurs temporels (cf.IIId5) et pour mieux apprécier la variabilité individuelle, un groupe homogène a été testé. Un lot de G.petersii juvéniles de longueur standard comparable (100-120mm) provenant d'un même arrivage a été utilisé. Douze individus ont été prélevés successivement et aléatoirement dans un groupe d'une trentaine d'individus. Ils ont été testés avec les mêmes condition de milieu et une procédure préexpérimentale comparable (cf.IIIa4). Le lot a été testé avec la même gamme d'amplitude des signaux (entre 2

et 25mV.cm-1)(cf.fig.23). Aucune réponse écho au seuil PRE 0.7 n'a pu être obtenue chez trois individus en utilisant les occurrences cibles habituelles (60à120ms). Toutefois un de ces poissons produisait quand même une RE, mais avec des probabilités basses (<0.2). Trois autres individus montrent des seuils pour des amplitudes élevées et des occurrences tardives du signal. Les six derniers individus présentent un bon groupement de leurs valeurs de seuil par rapport aux caractéristiques amplitude/occurrence du signal. Trois poissons seulement présentaient une RE pour une occurrence de signal à 60ms. Une telle variabilité des valeurs seuils montre que la sensibilité individuelle intervient et modifie l'expression d'un type de comportement.

ii-Latences

La latence de RE, conditionnée par les caractéristiques du signal, ne montre pas significativement de variation d'un individu à l'autre en ce qui concerne la valeur minimale de la latence. Toutefois, dans le lot utilisé ci-dessus, en excluant les poissons non réactifs, on constate des variations d'amplitude des modes et de l'ampleur des différentes populations de latences (cf.fig.24). Comme les latences sont regroupées, tous paramètres confondus, la valeur de ce résultat reste indicative, quoique les procédures de recherche de seuil aient été comparable chez chaque individu. Cependant un groupe présente des latences plus courtes et une prépondérance des populations dans les modes inférieurs à 11ms. Ce groupe correspond aux six poissons du lot qui présentent les seuils les plus bas (cf.fig.23).

Variabilité interspécifique

i-Obtention de la réponse

La réponse écho a été systématiquement recherchée dans quinze esèéces et n'a pu être trouvée que dans onze espèces. Bien que les quatre espèces où elle n'a pas pu être mis en

évidence, ne soient représentées que par un faible nombre d'individus et par conséquent susceptibles de variabilité intraspécifique, il semble que la RE soit effectivement absente du répertoire de ces espèces. Ces espèces sont en effet celles ou l'on rencontre des impulsions de longues durée (>1ms) et chez lesquelles la période réfractaire de l'organe excède 10ms (test de modification brusque de conductivité, cf.IIIc2). Par contre, la RE est constante chez toutes les espèces à impulsion brève, quelle que soit la durée de cette impulsion.

ii-Seuils

La variation des valeurs de seuils à minima est relativement faible entre les espèces et comparable à celle observable intraspécifiquement. Une seule espèce, M.cyprinoides présente des seuils à minima qui sont nettement inférieures au mV.cm-1. Obtenues dans une expérimentation autorisée par la régularité du rythme ces données correspondent à la fin de la période (15ms). La réponse écho caractéristique, ne représentait un décalage que de 3à5 ms par rapport à l'émission normale de la décharge. Ces valeurs de seuil à minima inférieures à 1mV.cm-1 n'ont été trouvées que chez deux individus de M.cyprinoides, et chez un G.petersii dans des conditions expérimentales comparables.

iii-Latences

Dans les différentes espèces produisant une RE, la distribution des latences s'effectue dans la même gamme de 9/14ms mais on constate qu'un certain nombre d'espèces peuvent donner des RE avec des latences inférieures à 9ms (Ml,Mp,Pb,Pi)(cf.fig.25). On constate également que, malgré la résolution (1ms), certaines espèces présentent une distribution bimodale des latences de RE. Celles qui montrent un pic à 8ms présentent une répartition de populations comparable à G.petersii. Dans le cas de C.tamandua, les latences de 15ms sont prépondérantes. Une latence de RE aussi tardive dans cette espèce doit être

associé au rythme de bouffées trés particulier (14ms) (cf.298, fig.ii-15).

IIId4 EVOLUTION TEMPORELLE DES REPONSES

La stabilité des valeurs seuils de la réponse écho a été testée également pour étudier l'effet de répétition des signaux et l'influence de l'état comportemental sur l'utilisation du mécanisme de RE.

i-Effets de répétition du signal

Une série d'expériences a été menée en utilisant un double signal séparé de quelques millisecondes, l'amplitude relative des deux chocs pouvant être variée. On ne 'facilite' pratiquement pas la RE en utilisant un signal double d'amplitude constante lorsque l'intervalle séparant les chocs est supérieur à 5ms. Par contre lorque l'intervalle séparant les deux signaux diminue, on constate une augmentation de la PRE (cf.fig.26a). Si l'amplitude du signal double va en croissant, un certain effet de sommation peut être observée pour des intervalles inférieur à 5ms (cf.fig.26b). Par contre la décroissance de l'amplitude ne provoque pas de modification de PRE.

L'effet de l'apparition d'une première réponse sur la sensibilité au cours de la période suivante a également été testé (cf.fig.27). Le critère de seuil de PRE utilisé a été réduit pour éviter que l'amplitude du signal ne soit à l'origine de réponses composites. Dans ce cas, on ne constate pas de variation significative de la PRE au cours de la période suivante.

ii-Stabilité à court terme

Si l'on donne un nombre constant de stimulations (en série de 10) et que l'on fasse varier la durée minimum entre les stimulations, on observe un effet de la répétition sur la PRE (cf.fig.28). Une durée minimum entre stimulation

inférieure à 30s diminue la probabilité de réponse. Cette valeur de durée minimum ne correspond pas à la durée séparant réellement les stimulations, les critères de choix restant constants au cours de la série. La probabilité de réponse diminue comme la durée séparant les signaux et montre la présence d'un mécanisme d'habituation. L'habituation ne se constate pas lors du simple redoublement du signal.

Ce processus d'habituation n'est pas le seul qui apparaisse à court terme. Une expérimentation continue sur plusieurs heures (cf.fig.29a) montre que la valeur seuil reste constante pour des séries de cinq stimulations espacées de cinq minutes. Par contre, un effet de sensibilisation aux signaux infraliminaires en début d'étude, apparait au milieu de la deuxième heure. Un contrôle circadien s'exerce sur la sensibilité dont le résultat compense peut être l'augmentation du rythme de décharge à l'approche du rythme nocturne (298).

iii-Stabilité à long terme

Aucune variation de sensibilité significative n'apparait lorsque l'on étudie les PRE chez un animal isolé dans son aquarium durant plusieurs jours (fig.29b). L'isolation qui apporte des modifications à l'activité rythmique, et en particulier dans l'activité de repos, n'apporte aucune modification de sensibilité aux signaux provoquant une réponse écho.

IIId6 DISCUSSION

L'ensemble des résultats obtenus sur la réponse écho avec un signal unique montre que cette réponse est :
-indépendante d'un contexte social du comportement,
-véhiculée par un système électrosensoriel,
-influencées par les caractéristiques des électrorécepteurs,
-indépendante du contrôle de la rythmicité,
-soumise à une modulation périodique et à un contrôle

d'ajustement par les centres supérieurs.

Les premières analyses de ce type de réponse (287), mettaient en évidence une "echo response" au cours de comportements agonistiques entre deux individus. L'étude, plus précise (125), effectuée à l'aide de trains de stimulations ne mettaient cependant pas en évidence le caractère unitaire de la réponse. L'association de la réponse à une situation mettant en jeu deux individus, même séparés par une certaine distance (jusqu'à 15cm), sous-entendait une utilisation de ce type de comportement électrique comme un signal social efficace au cours d'un affrontement.
L'obtention d'une réponse comparable chez un animal isolé, et avec un seul signal survenant sans événements préalables, démontre que la RE est un mécanisme purement reflexe. Elle ne nécessite aucun contexte comportemental particulier. La RE est d'ailleurs observable dans un groupe de poissons sans qu'aucune phase de comportements aggressifs entre les membres de ce groupe ne se manifeste (cf.fig.25 et ref.363).
Inversement, une stimulation avec un signal d'occurrence correspondant à la latence d'une RE, ne produit pas chez le poisson de réponse caractéristiquement différente. Tout au plus, on peut observer une variation dans le seuil de la réponse de pause immédiate (cf.fig.45). Le poisson a probablement développé un contrôle spécial dans ce moment de la période sur les afférences électrosensorielles (cf.IIIh2c).

Une utilisation sociale de la "preferred latency response" (PLR équivalente à la RE) est avancée dans le comportement sexuel de P.isidori (231). De façon surprenante, la réponse apparait uniquement chez les mâles et est totalement absente chez les femelles et les juvéniles. Pourtant chez tous les individus de cette espèce testés avec un signal unique (dont deux femelles caractérisables), la RE était présente. Un juvénile de 3.8cm, né en aquarium et

élevé isolément (socialement électriquement naif) a présenté dès la 20ème stimulation une RE. La divergence entre la PLR sexuée et la RE pourrait être expliquée par un blocage rapide du mécanisme de RE chez les juvéniles et les femelles. En effet, les expériences sur la PLR ont été effectués avec des trains de stimulations (1-15Hz, durée non précisée). Un contrôle à court terme sur la réponse (IIId4,ii) s'exprimerait et s'affaiblirait avec la maturation des mâles de cette espèce.
Il semble cependant plus plausible d'attribuer cette différence sexuelle aux conditions de stimulation : l'amplitude du signal utilisé (19dB au-dessus du seuil de RA) n'atteint cependant que 1mV.cm-1 sur l'axe du poisson (avec un dispositif analogue au type 2, schéma 7 b). Dans les expériences avec un signal unique, les amplitudes perçues par le poisson ont été 5à10 fois supérieures. Le dimorphisme sexuel, traduit dans la PLR, apparaitrait donc plutot dans la sensibilité du système électrosensoriel. Le dimorphisme électrique apparaissant plus tôt que les critères morphologiques externes (231), il pourrait expliquer la très nette disparité des seuils observé dans le lot homogène de 12 G.petersii juvéniles. Les données obtenues au cours de l'étude de la RE, ne peuvent être utilisées pour établir une relation comparable chez G.petersii, les individus sexuellement caractérisable n'ayant pas été employés pour des raisons de taille de la cachette (>13.2cm).

L'évocation de la réponse écho par un seul signal confirme le caractère réflexe de cette réponse qui apparait surtout dans l'expression des latences. Si la RD est indépendante du système électrosensoriel, parce que temporellement incompatible avec les temps de transfert d'information, la RE rend compte de ce transfert avec le décours temporel minimal.
Le transfert des informations sensorielles primaires jusqu'au lobe latéral, LLLP, premier relais, nécessite au moins 1.8ms

(346,370). Le laps de temps séparant l'initiation du signal de commande dans le relais bulbaire et celle de l'impulsion est de 6à7ms (100,137 et fig.12d). Le temps de transfert des informations en sortie est beaucoup plus long et résulte de l'existence dans le processus de la commande de mécanismes de synchronisation par répétition d'influx.
Il reste pour la jonction entre la partie sensorielle et la commande de la motricité, un temps maximum de 2ms pour satisfaire à une latence de 9-11ms. Toutes les terminaisons primaires aboutissent au lobe latéral et aucune indication ne permet de supposer une articulation directe sur la commande bulbaire. Un relais entre LLLP et noyau bulbaire nécessitera 0.8 à 1.2ms. On doit donc considérer que la voie centrale empruntée par les informations initiant la RE est, soit monosynaptique si l'articulation est chimique, soit disynaptique, à la rigueur, si les articulations sont électriques.

Quel est donc celui des deux systèmes "actifs" qui est le médiateur de la RE? Logiquement, au vu de la brieveté du transfert, le système rapide, couplé électrotoniquement, apparaitrait comme le plus efficace. Pourtant toutes les données présentées prouvent que le système mis en jeu est le système lent des mormyromastes.
Les caractéristiques des récepteurs sont en effet directement responsables de celles de la réponse. En premier lieu le seuil élevé, dans la gamme des mV.cm-1, correspond aux valeurs trouvés dans l'étude des mormyromastes (cf.124,129,135,178). Ces récepteurs possèdent en effet les seuils les plus élevés des trois types d'électrorécepteurs. En second lieu, le fait que la RE soit uniquement conditionnée par l'énergie du signal, indique un récepteur analysant le courant qui le traverse avec une constante de temps assez longue. Les mormyromastes sont en effet des analyseurs de l'intensité du champ électrique produit par le poisson. La quantité de courant qui les traverse est

transcodée dans la fibre du neurone sensoriel par un nombre proportionnel d'influx (220). Le dernier point important qui caractérise le rôle des mormyromastes dans la réponse écho repose sur les caractéristiques du transcodage dans la fibre sensorielle. Ce codage montre également outre son aspect numérique, un aspect temporel portant sur la latence (338-9). La relation entre la latence et l'intensité du choc montre qu'en augmentant l'amplitude on hâte l'arrivée du premier influx primaire qui provoque ainsi le raccourcissement de la latence de réponse. Si on considère l'analyse fine des populations de latences de RE, on trouve également une relation étroite entre les intervalles séparant les modes et la répétition des influx primaires dans le nerf latéral. Des données électrophysiologiques sur les mormyromastes (in 124, 220) montrent un espacement régulier de influx primaires. La majeure partie des récepteurs codent les informations d'intensité avec 4à5 influx, l'intervalle séparant les trois premiers est de l'ordre de 1.2ms alors que l'intervalle suivant dépasse 1.6ms. Ce sont effectivement les espacements constatés entre les modes des différentes populations de latences prises en compte dans la RE (cf fig.22).

La latence du premier influx pour les intensités les plus fortes (courant de 10uA environ), n'est jamais inférieure à 2ms dans des enregistrements effectués dans le nerf latéral postérieur 1à2cm avant la pénétration dans le cerveau (in 124, 220). Aucune donnée n'est disponible sur le fonctionnement des récepteurs céphaliques. Le seuil varie avec l'endroit de la stimulation (cf.fig.19), et cet effet est probablement dû à un recrutement plus ou moins grand des récepteurs cépnaliques. On ne constate pas de variation des latences de RE au cours de cette expérience. Même avec la somatotopie dans le LLLP (123) et les possibilités d'ajustement, le décalage temporel de l'arrivée des informations d'un type donné dans le centre d'intégration semble improbable. Un tel décalage nuirait à l'efficacité du processus d'électrolocalisation, principal rôle du système

des mormyromastes. Il faut considérer que les données temporelles obtenues sur le nerf postérieur sont applicables au fonctionnement de l'ensemble du système. Dans ces conditions, outre les deux millisecondes nécessaires pour parvenir au cerveau, il faut 0.8ms pour franchir le premier relais du LLLP (5 sch.1b) (370). Il reste seulement le temps de la conduction jusqu'au relais bulbaire, pour obtenir la latence de 9ms dans les cas les plus rapides. L'articulation entre les afférences primaires et la commande doit donc être monosynaptique.

La voie acheminant les informations initiant la RE, (voie de RE) ne passe pas par les circuits déterminant la rythmicité puisque l'on peut obtenir une RE sans altération ultérieure du rythme (cf. aussi 287). L'articulation devrait se faire directement sur la commande à partir des cellules du lobe postérieur. Pourtant jusqu'à présent, aucune correspondance hodologique directe entre ces deux régions du rhombencéphale n'a été mise en évidence (127). Mais, parallèlement, on ignore encore tout des correspondances des centres plus élevés avec la commande médullaire.

La voie de RE subit pourtant un contrôle périodique puisque l'on constate une modulation temporelle de la sensibilité. Le contrôle exercé bloque le fonctionnement de la voie en début de période. Le blocage diminue progressivement avec l'avancement dans la période. Il s'exerce plus fortement avec le racourcissement de cette période.
Des deux places possibles pour le blocage, LLLP ou articulation bulbaire, une inhibition au niveau du relais des afférences primaires semble plus probable. Il y a en effet un relation étroite entre la distribution des populations de latences de RE et celle des informations fournies par les mormyromastes. Lorsque l'occurrence du signal dans la

période est tardive, les premières informations primaires peuvent initier la RE puisque l'inhibition a complètement disapru. Par contre si l'occurrence tombe plus tôt dans la période, les premières populations d'influx primaires forcent progressivement l'inhibition, et la RE est provoquée par le passage de la troisième ou quatrième population d'influx des mormyromastes. Il est probable que la double entrée des afférences des mormyromastes (cf.sch.1b) sur les cellules d'intégration intervient dans le processus de levée d'inhibition. Des centres mésencéphaliques ou cérebelleux, possédant des voies descendantes sur cette partie du cortex du LLLP, pourraient être à l'origine de l'inhibition.

Le contrôle sur la voie de RE n'est pas seulement périodique, mais s'exerce aussi à court terme, lorsque les RE sont émises répétitivement. Apparemment, une seule RE ne suffit pas à mettre route ce type de contrôle puisqu'on ne constate pas de variation de la sensibilité d'une période sur la suivante (cf.fig.27). Par contre, avec une répétition plus durable de signaux, la sensibilité diminue et le poisson produit relativement moins de RE à des signaux rapprochés. Le poisson possède donc la possibilité de contrôler l'expression de sa RE autrement qu'en racourcissant sa période. La présence de ces deux possibilités de contrôle facilite l'utilisation à des fins comportementales du mécanisme reflexe de réponse du poisson.

Un tel modèle du contrôle de la RE semble particulièr à l'espèce cible G.petersii. Dans d'autres espèces comme H.bebe ou M.cyprinoides, le blocage périodique sur cette voie de RE ne s'exerce pas chez le poisson isolé. Les poissons répondent pour des occurrences de 10à12ms et lorsque la période endogène est courte. Le contrôle à court terme existe néanmoins, sinon ces poissons interagiraient avec des successions de RE. Il est intéressant de constater qu'en milieu naturel (Chari) ces deux espèces forment avec M.rume des groupes polyspécifiques. L'absence de RE chez M.rume

favorise peut être la formation de tels groupes avec des poissons qui la présentent aisément. Le M.rume avec sa signalisation puissante est un excellent "leader" et permet une orientation électrique des autres membres du groupe. Ceux-ci, présentant une RE aisément contrôlable, sont alors à même de réduire la perturbation sensorielle imposée par la présence du leader, tout en profitant de sa présence.

Les hypothèses portant sur une signification particulière d'un intervalle de 10ms dans la signalisation semblent donc devoir être rejetées. L'autre hypothèse, émise par Heiligenberg, sur un mécanisme développé pour éviter une coincidence avec les impulsions d'un partenaire qui perturberait le fonctionnement normal de l'électrolocalisation, apparait plus acceptable. Mais la finalisation de cette proposition parait lointaine. La simple possibilité de marquage temporel de la période du partenaire est par contre nettement avantageuse. Le marquage sur le partenaire, permet en effet de diminuer la probabilité de coincidence avec les impulsions exogènes, puisque dans le cas d'un conspécifique celui-ci sera dans l'impossibilité de marquer lui-même. L'avantage immédiat est d'éviter que le signal exogène coincide avec sa propre impulsion car à ce moment les différents mécanismes sensoriels sont portés à leur acuité maximale et la perturbation sensorielle doit devenir insupportable lorsque la quantité d'informations perçues augmente subitement. Les résultats obtenus en milieu naturel (chap.IIa4) montrant une altération rythmique lors des coincidences d'impulsions, confirme cette interprétation. Dans ces résultats (cf.fig.6a), la distribution montre bien la présence de RE chez les deux individus en présence. Des altérations de rythme se produisent après la RE, pic de gauche et quelquefois en réponse à une RE, partie droite de la distribution. Le plus grand nombre d'altérations se produit néanmoins lorsque les impulsions sont en coincidence et l'altération rythmique doit alors traduire la perturbation

sensorielle résultant de la coincidence. Dans un affrontement entre deux individus, la stratégie rythmique consistant à brouiller le système sensoriel adverse repose en partie sur l'utilisation appropriée de la RE.

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIE

LES REPONSES RAPIDES

Lorsque le signal ne remplit pas les conditions d'amplitude ou d'occurence dans la période qui déterminent les deux types de réponses précédemment étudiées (RD,RE), il peut néanmoins provoquer chez le poisson une réponse de précession. Les latende ces réponse sont alors distribuées de façon moins caractéristique. Cet ensemble de réponses a été qualifié génériquement de réponses rapides, RR.

IIIe1 CONDITIONS D'OBTENTION

Les réponses rapides sont subdivisées en deux types distincts, déterminés par la gamme d'amplitude du signal exogène qui permet de les évoquer.

i-Amplitude du signal

Un premier ensemble de réponses (RR de type H) est obtenu avec une gamme d'amplitudes élevées du signal (> 1mV.cm-1). Les réponses sont obtenues dans des conditions analogues à celles de l'obtention de la RE et alors que celle-ci ne s'exprime pas. Lorsque l'inhibition sur la voie de RE n'est pas complètement levée, une décroissance de l'amplitude du signal permet de passer progressivement de la réponse écho à la réponse rapide. La figure 31 illustre la transition entre les deux réponses pour une occurence fixée du signal. Une variation d'un facteur 4 de l'amplitude du signal permet le passage d'un type de réponse à l'autre. Les seuils de la RR de type H suivent un décours comparable à ceux de la RE, avec un décalage vers les valeurs inférieures d'amplitude.

Un second ensemble de réponses (RR de type B) est obtenu dans une gamme d'amplitudes beaucoup plus basse. Un signal dans la gamme de 0.02à0.2mV.cm-1 provoque une réponse rapide qui correspond à une accélération caractéristique du rythme avec émission d'une bouffée (cf.fig.11). La probabilité d'apparition (PRR) de ce type de réponse est faible et dépasse rarement 0.7. La PRR la plus forte est obtenue pour les valeurs doubles de celles du seuil d'apparition de la réponse (fig.34).

ii-Occurrence du signal

La PRR pour les réponses de type H est étroitement associée à l'occurrence du signal dans la période endogène. Les seuils les plus bas sont observés pour des occurrences comprises entre 20 et 40ms pour des périodes endogène longues (cf.fig.33a).
La haute sensibilité dans cette partie de la période est commune aux poissons produisant ou ne produisant pas de RE.

La RR de type B peut être obtenue durant toute la première partie de la période. Le seuil ne varie pas avec de l'occurrence du signal et la probabilité d'obtention reste toujours variable et basse.

iii-Période endogène

Les réponses de type H sont obtenues au cours des périodes longues de l'activité de repos comme durant les périodes courtes et régularisées. Elles n'apparaissent pas durant les périodes très courtes des activités de bouffées car elles ne peuvent pas s'exprimer temporellement.
Les réponses de type B sont caractéristiques de l'activité de repos. Si le poisson émet avec une périodicité rapide, au niveau de la PIR, on n'obtient pas de RR de type B avec un signal de basse amplitude.

iv-Variabilité spécifique

Les réponses de type H sont présentes dans toutes les espèces étudiées. Elles sont plus caractéristiques chez les individus qui montrent une période de régularisation stricte. Chez les poissons qui ne présentent pas de RE, on observe toujours une réponse rapide avec les gammes de forte amplitude. Chez M.rume, les amplitudes du signal ne sont pas caractéristiquement plus élevé que chez les poissons à décharge moins puissante et la réponse rapide est obtenue avec des amplitude de l'ordre de 5mV.cm-1.

Les réponses de type B n'apparaissent que chez les individus des espèces qui présentent une activité de bouffée durant de l'activité de repos (G.petersii, C.tamandua, M.moori).

IIIe2 - LATENCES DES REPONSES

Les latences sont variables selon et dans les deux types de réponse rapide.

i-Latences des Réponses de type H

Les latences de ce type de réponse s'étendent de 18ms à 60ms (fig.35). Elles montrent une distribution périodique, qui résulte en populations groupées autour de modes prépondérants. Chez G.petersii, les intervalles qui séparent ces modes sont réguliers et de l'ordre de 10ms (fig.35a). La RR de type H s'exprime sur un schéma périodique. Ce schéma périodique est raccourci avec le raccourcissement de la période (fig.35b), mais n'est pas déformé : l'intervalle entre les modes reste de l'ordre de 10ms. Il est donc indépendant de la période endogène. Par contre, la répartition des réponses dans les différentes populations est modifiée par un raccourcissement de la période endogéne. Dans les périodes longues, les réponses avec une latence de 40ms sont prépondérantes (fig.35a), tandis que dans les périodes courtes, les réponses les plus fréquentes sont exprimées avec des latences inférieures à 20ms (fig.35b).

Une périodicité comparable peut être observée chez les poissons à impulsions longues qui ne montrent pas de RE (fig.38).
L'expression de la latence dans l'un des modes du schéma périodique dépend de l'amplitude et de l'occurrence du signal. Pour une occurrence donnée, la latence varie avec l'amplitude du signal (fig.36). La variation est inverse selon l'occurrence du signal . Pour une occurrence tardive (fig.36a), l'augmentation de l'amplitude s'accompagne d'un raccourcissement des latences qui passe de la population 40ms à la population 20ms. Pour une occurrence hâtive (fig.36c), l'augmentation de l'amplitude du signal s'accompagne d'un déplacement des réponses vers les populations les plus éloignées du signal. La population de 40ms est caractéristique quelle que soit l'amplitude du signal pour des occurences de 30à40ms (fig.36b).
Lorsque l'amplitude du signal est fixe, la distribution des réponses dans les différentes populations est alors fonction uniquement de l'occurrence du signal (fig.37).

ii-Latences des Réponses de type B

La latence de la réponse de type B n'est pas affectées par une variation de l'amplitude du signal. Par contre, elle dépend de l'occurrence du signal dans la période (fig.32) Pour des occurrences situées en début de la période endogène, dans les quinze premières milisecondes, les réponses obtenues ont des latences très variables. La variabilité diminue lorsque l'occurrence voisine 20ms. Les latences correspondent à la durée de la période de bouffée (PIB). La RR est en effet la réponse de premier ordre d'une réponse composite en bouffée. La figure 32 présente les latences moyennes de deux individus dont les PIB différent légèrement (20ms et 16-17ms).

IIIe3 DISCUSSION

Les réponses rapides à un signal unique correspondent à deux mécanismes différents intervenant dans le système électrosensorimoteur. L'utilisation des deux types de réponse dans le comportement correspond à des situations différentes.

Si les réponses rapides se traduisent par une augmentation de la quantité d'information émise par unité de temps, elles sont cependant initiées par deux systèmes électrosensoriels différents. La transition à amplitudes comparables entre RE et RR de type H montre que le système électrosensoriel lent est le médiateur de ces deux réponses. La divergence apparait après le premier relais : lorsque la voie de RE vers la commande bulbaire est bloquée, une autre voie reste néanmoins disponible pour atteindre la commande.
Pour les latences les plus courtes chez G.petersii, (16-18ms), la voie de RE peut encore être impliquée, le dernier contingent d'afférences primaires de mormyromastes permet en effet des latences de cet ordre (220). Cependant, comme les temps de transferts permettent également le passage par des centres plus haut placés et que la relation temporelle avec les caractéristiques fonctionnelles des mormyromastes devient imprécise, ces latences de "transition" ont été classées avec les réponses rapides. Des réponses avec de telles latences étaient comprises dans l'"echo response" (125,287).
L'intégration des informations dans le cortex du LLLP dure plusieurs dizaine de millisecondes (291,293). Les informations sont transférées directement vers le noyau latéral et le noyau praeeminentialis, puis relayées vers la valvula (127,179), (cf.scnéma 1B). Les temps pour ces transferts sont rapides: 3.5à4ms par rapport au stimulus dans le noyau latéral (346) et un maximum à 15-20ms pour les informations parvenant à la valvula (286).
Une stimulation mésencéphalique ou valvulaire (100) entraine

l'excitation du relais bulbaire puis l'émission d'une impulsion avec une latence de 10à15ms. Aucun de ces trajets ne rend compte de latences de l'ordre de 20,30 ou 40ms. D'autre part, la présence d'une périodicité dans l'expression des latences suggère l'existence d'une boucle de rétroaction. Les circuits anatomiques présentent différents bouclages (127,179; cf.schéma 1B) dont l'un peut être à l'origine de cette périodicité de l'ordre de 10ms. L'étude fonctionnelle qui permettrait le traçage d'une voie de RR par les différents centres mésencéphaliques n'a pas été effectuée jusqu'à présent.

Dans le cas des réponses rapides de type B, les caractéristiques d'amplitude du signal indiquent que c'est le second système actif qui est concerné. Le système électrosensoriel rapide concerne un grand nombre de structures mésencéphaliques et cérebelleuses (179,194-6). Les rares données fonctionnelles portent sur les temps d'arrivée dans le n.extrolatéral mésencéphalique (2.5à3ms,346; 4ms,286) et dans la valvula (30ms,286). Le transfert n.ext.lat./valvula est effectué en 25ms (286). L'hypothèse d'une commande valvulaire sur le relais bulbaire doit être exclue.

D'autre part, la réponse rapide est en fait l'initiation d'une bouffée, c'est à dire d'un processus qui prolonge l'effet du stimulus sur la commande. La bouffée apparait comme une émission sur un court nombre de périodes de durée minimale. Elle pourrait correspondre à la période réfractaire d'un des éléments de la commande, le centre initiateur ou le relais bulbaire. La bouffée spontanée avec sa transition brusque et son ralentissement progressif (cf.298) ressemble à un processus de levée d'inhibition suivi par une fatigue des éléments excitables après 5à8 périodes minimales. Dans le cas de la bouffée induite, l'allure stéréotypée est maintenue. La transition s'effectue par contre instantanément à la période maximale, mais elle

devrait être plus rapide alors que la période réfractaire occasionnée par la dernière commande est dépassée. Pourtant, même quand l'occurrence du signal est postérieure à la durée d'une PIB, la latence de réponse reste égale à cette dernière. Ce n'est possible que si le mécanisme mis en jeu dans la bouffée n'est pas une levée d'inhibition, mais une activation de la commande.
Le centre responsable de cette activation est situé entre le noyau extrolatéral et la valvula. Anatomiquement plusieurs relais existent. Un seul relais, le ganglion isthmi (194-5) projette sur la valvula mais aussi sur le n.ext.lat. On pourrait attribuer à cette boucle les temps de transfert relativement long vers la valvula et éventuellement vers la commande. Mais aucune correspondance hodologique n'a été précisée jusqu'à présent entre cette partie du mésencéphale et le noyau bulbaire.

L'utilisation comportementale d'une réponse rapide de type H correspond à celle de la réponse écho. Lorsque le poisson modifie son rythme par un mécanisme réflexe, par réafférenciation il réinitialise l'ensemble des processus temporels de son système et prévient la perturbation du fonctionnement du système que provoquerait une coincidence de ses impulsions avec le signal exogène. Une différence apparait cependant avec la réponse écho qui peut se produire sans altérer le rythme ultérieur. Les RR de type H sont principalement l'initiation d'une réponse de régularisation (cf.IIIf). La possibilité d'initier instantanément la réponse de régularisation, protective, apporte à un poisson une réponse comportementale adaptée à la situation qu'impose la présence proche d'un intrus.

L'utilisation de la réponse de type B avec une bouffée, a également un rôle comportemental adapté à la situation correspondante. On est alors en présence d'un comportement de signalisation initié par un signal perçu comme lointain. Une signalisation induite n'est présente que chez les individus qui montrent spontanément cette activité. Elle est obtenue beaucoup plus facilement chez ceux qui sont isolés pendant de longues durées, supérieures à une semaine. L'isolement prolongé ne se produit pas dans un cycle circadien, mais correspond peut être à un autre comportement. Dans certains biotopes du milieu équatorial, le mâle se territorialise au moment de la reproduction. Chez B.brachyistius, le mâle utilise pour attirer la femelle des bouffées ("rasps") avec une période très brève (204).
L'activité spontanée de bouffées, caractéristique individuelle présente chez certains individus seulement (107,298), peut être une signalisation sexuelle. Les poissons testés au cours de ce travail, qui présentaient des activités de bouffées après isolement prolongé, n'étaient pas sexuellement différenciables. Toutefois l'apparition d'un comportement électrique caractéristique, lié au sexe, avant la maturation des gonades et l'apparition de critères morphologiques externes, est déjà constatée pour un autre cas (cf.IIId6).

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIF

LA REPONSE DE REGULARISATION

La régularisation est une réponse de second ordre. Elle affecte la périodicité de l'émission du poisson sur quelques impulsions (fig.39a) ou plusieurs dizaines (fig.40). Les régularisations provoquées sont analogues aux régularisations spontanées (fig.40).
La réponse de régularisation, RG fait partie d'une réponse composite. La réponse de premier ordre varie de la précession à la suspension. La probabilité d'apparition d'une régularisation après une suspension reste basse et la régularisation n'est pas en relation directe avec le signal unique. Par contre, dans le cas d'une réponse de premier ordre de précession, la régularisation dépend partiellement des caractéristiques du signal.

IIIf1 CONDITIONS D'OBTENTION

i-Amplitude du signal.

Une régularisation sur moins de dix périodes (courte) est obtenue avec des amplitudes de l'ordre du mV.cm-1. La probabilité d'obtention de la RG reste basse jusqu'à 5mV.cm-1; au delà elle atteint 1.0. La régularisation porte alors sur plus de 10 périodes (régularisation longue) (cf.fig.41). Pour une amplitude donnée la réponse est très stéréotypée pour les régularisations longues (fig.41).

ii-Occurrence du signal

La régularisation dépend principalement de la réponse de premier ordre qui la précède. Lors d'une RE, la probabilité d'apparition d'une régularisation courte reste basse, pour

une amplitude du bas de gamme (fig.39a2). Pour les amplitudes plus fortes, la probabilité approche 1.0 et la régularisation porte sur plus de dix impulsions (fig.39a3). Lorsque la réponse de premier ordre est une RR, la probabilité atteint 1.0, la régularisation se produisant sur moins ou plus de 10 impulsions selon l'amplitude (fig.39b). A amplitude constante, la probabilité de RG dépend de la probabilité correspondante de la réponse de premier ordre. La probabilité résultante est cumulée, puisque les réponses de premier ordre sont complémentaires, et diffère avec les amplitudes basses (fig.42a) et les amplitudes élevées (fig.42b).

iii-Période endogène

Une régularisation n'est une réponse significative que lorsqu'elle altère le rythme de repos. Si la période est déjà courte, dans une régularisation endogène, l'effet du signal ne peut être discerné. Seuls les individus qui présentent des périodes de régularisation discrètes peuvent montrer une transition avec une RG sur une période plus courte lorsque le signal parvient au cours d'une régularisation sur une période supérieure (fig.43).

IIIf2 PERIODES ET DUREES DE REGULARISATION

Les caractéristiques du signal exogène déterminent partiellement la réponse de régularisation. La régularisation s'effectue d'abord selon une période proche de la période individuelle de régularisation spontanée, PIR. La PIR de chaque individue est variable. La PIR n'est définie que par une gamme de périodes rapides, centrées autour de la valeur utilisée pour la caractériser. La distribution autour de ce mode est plus ou moins large selon les individus. Lorsque la distribution des périodes au cours des régularisations spontanées est étendue, la période suivie évolue (allongement ou raccourcissement), et la variation

d'une période sur l'autre est constante (cf.fig 40). Ces mêmes poissons peuvent néanmoins régulariser en suivant une période bien fixe de la gamme pendant plusieurs dizaines de périodes (cf.fig.40, phase D). Le contrôle qu'ils exercent sur la rythmicité est précis, et ils sont considérés comme bons régulateurs.

Lorsque la gamme de périodes de régularisation est plus étroite, la période moyenne est suivie avec une variation très faible, mais la régularisation n'est pas maintenue longtemps et le poisson "décroche" après 20à30 périodes (cf.fig.41). Ces poissons sont considérés comme de faibles régulateurs.

Le décrochage chez les bons régulateurs s'effectue par une suspension de décharge, tandis que chez les faibles régulateurs c'est par retour irrégulier au rythme de repos.

Pour pouvoir tester les effets du signal exogène et effectuer des comparaisons, la période de régularisation n'a pas été prise en compte après la première période et on a considéré seulement la variation d'une période sur l'autre en fonction du nombre de périodes (degré et durée de la régularisation).

i-Amplitude du signal

La durée de la régularisation dépend de l'amplitude du signal (fig.39 et 44). Lorsque la réponse de premier ordre est une RR, le degré de régularisation sur les premières périodes et la durée de la régularisation dépendent de l'amplitude du signal (fig.44). Lorsqu'il s'agit d'une RE, seule la durée de la régularisation est affectée par l'amplitude du signal. Dans le cas d'une réponse de premier ordre de suspension, aucune relation n'a pu être mise en évidence avec l'amplitude.

ii-Occurrence du signal

Il n'y a pas d'effets sensibles de l'occurrence du signal sur le degré de régularisation et sa durée.

iii-Répétitivité du signal

La réponse de régularisation montre une habituation si l'expression en est répétée à court terme. Un effet de nouveauté du signal peut être constaté avec les premières stimulations d'une série (fig.45a). Le laps de temps séparant deux stimulations intervient également sur la durée de régularisation (fig.45b). La régularisation est une réponse qui affecte le niveau général de l'activité, et le temps de récupération du rythme de repos nécessaire pour retrouver les conditions de stimulation est au minimum de 60secondes. Si les stimulations sont plus rapprochées, le poisson présente continuement une périodicité courte et perturbée, et il effectue une sortie du tube avec une exploration active de l'aquarium.

IIIr3 DISCUSSION

La réponse de régularisation à un signal unique est un processus initié et non entretenu. Le système électrosensoriel qui infléchit la commande est le même que dans la réponse écho et dans les réponses rapides. La régularisation qui résulte dépend du signal, des capacités rythmiques individuelles, et de l'état comportemental du poisson.

La régularisation de la décharge a été définie par Moller (246) en utilisant un train de signaux. Dans ce cas, la période de régularisation était longue et en relation avec la fréquence du train. Il y avait donc couplage entre impulsions et stimuli avec un entrainement. Dans le cas de la réponse à un seul signal, la période est significativement plus courte (2à5 fois) même chez l'espèce étudiée (B.niger). La réponse de régularisation étudiée chez G.petersii montre que le signal provoque la mise en jeu d'un processus endogène qui peut être observé spontanément par ailleurs. Ce processus endogène est sous contrôle du système

électrosensoriel lent des mormyromastes. En effet, les caractéristiques d'amplitude du signal exogène sont prépondérantes dans l'expression de la réponse.

On doit supposer que le contrôle de la régularisation est effectué à partir d'une structure située en amont du LLLP. La différence entre les régularisations qui suivent une RE et une RR de type H montre que lorsque la RE s'exprime, les informations ne sont pas envoyées de la même manière vers ce centre de contrôle que lorsqu'il y a une RR. L'amplitude du signal nécessaire à une PRG de l'ordre de 1.0 est beaucoup plus élevé que celle déterminant une probabilité identique des réponses de premier ordre. L'intégration des informations des mormyromastes est donc graduelle et indépendante de la réponse de premier ordre.
Lorsque la réponse de premier ordre est une suspension, la RG est également indépendante du signal dont l'amplitude est plus faible (cf.chap.IIIh). Seules les informations des mormyromastes aux seuils bas parviennent au cortex du LLLP, et la probabilité de réponse en est d'autant plus faible. La médiation de la réponse peut donc être effectuée aussi par le système électrosensoriel rapide. Les informations des deux systèmes convergent vers le centre responsable de la réponse de régularisation. Mais l'état comportemental du poisson facilite plus ou moins l'utilisation des informations du système rapide alors qu'il ne joue pas directement sur les informations du système lent.

Les informations du système lent vont avoir un rôle fondamental dans la modification de l'état comportemental : l'apparition d'une régularisation détermine un accroissement du fonctionnement des mécanismes d'électroperception. La mise en jeu corrélée de comportements locomoteurs multiplie encore l'activation sensorielle.
La régularisation n'est probablement pas seulement destiné à augmenter l'état de veille du sytème nerveux, et doit réagir surtout sur le système électrosensoriel. Le raccourcissement

de la période endogène s'accompagne de modifications de la sensibilité des différents systèmes dont le fonctionnement est couplé au rythme. Il bloque les mécanismes de réponse écho, modifie la sensibilité au moment de l'émission de l'impulsion, permet au poisson une signalisation efficace, parce que redondante et prolongée, et enfin augmente la probabilité de perturbation du système sensoriel de l'adversaire.

Dans un groupe de G.petersii, hiérarchiquement structuré, une analyse de la rythmicité endogène a été effectuée en isolant successivement les individus. Les poissons actifs et aggressifs qui occupent la partie basse de l'aquarium, sont apparus comme des bons régulateurs au contraire des individus relégués dans la partie haute de l'aquarium. Dans cette analyse, ce sont les régulations spontanées ou provoquées par un stimulus non électrique qui ont été étudiées et non les réponses à un signal exogène. Mais cette relation entre les capacités de régularisation et la position dans la hiérarchie du groupe montre que le rythme de décharge intervient dans le comportement social. L'expression d'une réponse de régularisation aux signaux d'un partenaire offre aux bons régulateurs un avantage supplémentaire dans les rapports sociaux.

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIG

LA REPONSE PAR DECALAGE

On constate avec des stimulations ne produisant pas de réponse caractéristique (précession ou suspension), un effet de régulation sur la période endogène du poisson. La régulation s'exerce sur la période en cours en la faisant correspondre exactement à la période précédente. Lorsque les intervalles sont longs, la probabilité que deux périodes endogènes consécutives présentent la même longueur est très basse (cf.fig.46a). La probabilité augmente, bien entendu, de façon caractéristique pour les intervalles des phases de régularisation ou au cours des bouffées (fig.46a). L'identité de deux périodes successives, lorsqu'on stimule au cours de la seconde indique l'existence d'un processus d'ajustement de la période endogène. Ce processus d'ajustement est parfois initialisé à partir du signal exogène et on obtient alors une réponse par décalage, RS. On considère que cette réponse est caractéristique lorsque le rapport de la latence de réponse à la durée de la période précédente est de 1 ± 0.02.

IIIg1 CONDITIONS D'OBTENTION

L'expression de cette répétition d'une durée précise est peu fréquente et n'a pas été systématiquement étudiée. Ce n'est que lors de séries de stimulations d'exploration générale qu'elle a pu être mise en évidence. La probabilité d'apparition au cours des séries est de 5à10%, pour des stimulations au cours de l'activité de repos. La réponse apparait clairement contre la réponse de pause immédiate (cf.IIIh1). Dans les stimulations faites au cours de

périodes soutenues, lors de régularisation endogène, la fréquence d'obtention d'un décalage peut s'élever à 25%. Les amplitudes des signaux provoquant un décalage appartiennent à la gamme de 0.1à1.0mV.cm-1 chez G.petersii. Au valeurs les plus faibles de la gamme correspondent des décalages avec des occurences hatives dans des périodes longues; aux valeurs les plus fortes, des occurences tardives dans des périodes plus courtes. Pour les valeurs médianes de la gamme (cf.fig.48), les réponses de pauses sont constantes et on n'observe pas alors de RS.
Les figures 46b et 46c illustrent l'accord de la réponse à la période précédente dans un ensemble de stimulations ou les occurences ont été variées. La comparaison est effectuée avec des valeurs de probabilité calculée comme pour la figure 46a mais étendues sur 10ms. Temporellement, du décalage résulte une suspension qui ne peut dépasser deux périodes.

IIIg2 DISCUSSION

L'observation d'un effet de régulation du signal exogène est donc exceptionnelle, car cette réponse est le plus souvent masquée par un autre type de réponse. La rareté et la difficulté de reproduire systématiquement un décalage n'ont pas permis de cerner le mécanisme et d'étudier son fonctionnement. Des réponses aléatoires ne correspondent pas à une utilisation usuelle dans le comportement du poisson. L'existence d'une telle réponse traduit cependant un aspect particulier de la rythmicité endogène et suggère la présence de processus de contrôle sur la période.

Chez les mormyridés, on n'est toujours pas parvenu à localiser un centre rythmique initiateur, et par conséquent à caractériser son type de fonctionnement : oscillateur cellulaire ou réseau neuronique entretenu.
Les variations de durée entre deux périodes successives atteint des valeurs supérieures à 100%. L'existence des réponses par décalage montre qu'une trace de la durée d'une

période est maintenue au moins au cours de la période suivante et que cette trace peut être réutilisée dans le fonctionnement de la commande. Lorsque la période est courte, proche d'une période interne de régularisation (PIR), on peut admettre que le signal exogène intervient sur le fonctionnement d'une boucle neuronique rythmant cette période (cf.IIId3). La boucle pourrait être initialisée soit par la réafférenciation due à l'impulsion du poisson soit par le signal exogène. Le contrôle sur ce circuit est indépendant de l'activité rythmique normale de la commande, mais dépend d'un centre intégrant les informations exogènes et endogènes à l'origine. La mise en jeu au cours d'une période courte, avec des amplitudes élevées indique une participation de la voie lente à ce contrôle. Les valeurs d'amplitude du signal sont cependant inférieures à celles déterminant une réponse écho et on retrouve donc un fonctionnement parallèle à celui des réponses rapides de type H.

Par contre, la reproduction de période longue avec une telle précision et pour des amplitudes qui ne peuvent pas correspondre au système lent implique l'existence d'un autre type de mécanisme. Ce mécanisme permettrait une 'mémorisation' de la période précédente. Ce mécanisme de réinitialisation avait déja été observé au cours de périodes lentes chez G.petersii, par Aljure(100). La réinitialisation de la période a été obtenue dans une expérimentation aigue par stimulation spinale povoquant une décharge du poisson et suivie par une période comparable à la précédente (pour autant que l'on puisse en juger sur les données présentées). Dans ces résultats la période était très régulière et de l'ordre de 250ms et la stimulation effectuée aux environs de 100ms. L'interprétation de ce mécanisme étayait l'hypothèse d'une régulation de l'activité centrale basée sur des récurrences des axones des cellules du relais médullaire.
La production de cette réinitialisation par un signal exogène montre que le contrôle sensoriel s'exerce sur le mécanisme de stockage et de restitution d'une période précise. Mais les

valeurs d'amplitudes du signal dans ce cas ne correspondent plus au fonctionnement des récepteurs de la voie lente. Cette possibilité de stockage de la durée séparant deux évènements au travers d'informations fournies par la voie rapide, se révélerait extrèmement efficace au point de vue comportemental : le poisson posséderait une possibilité d'analyse du rythme de décharge d'un congénère. La réinitialisation est observée ici sur la propre période du poisson, mais avec un contrôle effectué par la voie rapide. Celle-ci est en principe mise hors fonctionnement dans le cas de l'analyse de la propre décharge du poisson (346,371) mais elle semble permettre quand même un stockage de la durée de la période endogène ou tout simplement avoir accès à cette information en pouvant agir sur sa réutilisation par le système de commande. La réalité d'un stockage de la période d'émission d'un congénère reste encore à démontrer, et une approche de ce problème par des techniques de conditionnement n'a pas abouti car elles associaient les informations électriques, le comportement moteur et alimentaire. La possibilité de comparaison entre les événements extérieurs et la période interne, est cependant nécessaire au poisson pour adapter son propre rythme afin d'obtenir une coincidence avec les impulsions du partenaire.

SECONDE PARTIE

CHAPITRE IIIH

LA REPONSE PAR PAUSE

La suspension de l'activité de décharge chez un mormyridé peut être contrôlée de façon endogène ou bien provoquée par des stimulations sensorielles. On peut évaluer approximativement la fréquence des arrêts spontanés (cf.tab.II), mais il est difficile de dissocier les origines endogènes de celles dues à des stimulations sensorielles. La recherche des causes endogènes d'arrêts spontanés ne peut être faite sans introduire des facteurs d'arrêts provoqués.

Pratiquement tous les canaux sensoriels du mormyre peuvent être à l'origine d'une suspension de décharge : stimulations lumineuses, mécaniques, acoustiques...(298). L'étude des arrêts provoqués en utilisant un signal électrique permet néanmoins de distinguer dans ces arrêts provoqués deux phases distinctes : une phase reflexe où les entrées sensorielles interviennent pour stopper l'émission et une phase comportementale où un contrôle central s'exerce pour prolonger la durée de l'arrêt. La figure 47 montre un effet d'habituation dans l'arrêt de l'émission électrique. Le contrôle endogène sur la durée de l'arrêt présente une habituation rapide lorsque l'animal est soumis à des stimulations répétées. L'effet de nouveauté du stimulus disparait mais , après une heure environ, il subsiste des réponses de suspension de durée reproductible. C'est cette partie de la réponse qui est définie comme une Réponse par Pause, RP et qui sera étudié dans ce chapitre. Après l'occurrence du signal exogène, la RP peut s'exprimer immédiatement : Réponse par Pause Immédiate, RPI. Elle peut également ne s'exprimer qu'après l'émission de une (ou

plusieurs) impulsion et il s'agit alors d'un Réponse par Pause Différée, RPD.

IIIh1 LA REPONSE PAR PAUSE IMMEDIATE

La RPI est obtenue avec un seul signal. Elle s'exprime beaucoup plus fréquemment lorsque le signal est répétitif, aussi certaines caractéristiques ont été étudiées avec une train de signaux.

IIIh1a-Conditions d'obtention

Cette réponse a été surtout étudiée chez G.petersii.

i-Amplitudes des signaux

Les RPI sont obtenus avec des signaux uniques dans une gamme d'amplitudes comprises entre 0.1 et 1.0mV.cm-1. La probabilité de réponse varie avec l'amplitude du signal pour une occurence fixée (cf.fig.48). En bas de gamme, les RPI coexistent, puis se substituent aux RR de type B, avec l'augmentation d'amplitude. En haut de gamme, les RPI coexistent puis sont remplacées par des RR de type H ou des RE.

ii-Occurence du signal

L'occurence du signal dans la période endogène intervient également sur l'expression de la réponse. La figure 49 illustre la variation de la probabilité d'apparition d'une RPI avec l'occurence du signal. Lorsque l'amplitude du signal est située en bas de gamme, la probabilité de RPI montre des fluctuations dans les moments proches de l'émission endogène (cf.fig.49a). Les probabilités les plus basses s'observent en tout début de période, et avec des occurences de l'ordre de 10ms (cf.IIId6). Les probabilités basses de RPI sont corrélées à l'augmentation des probabilités de RPD. Lorsque l'amplitude du signal appartient au haut de gamme, la fluctuation de la

probabilité de RPI est plus faible avec la période (cf.fig.49b). Une variation reste observable au moment de l'émission endogène. La probabilité de RPI diminue à l'approche de l'impulsion, alors que celle de RPD, après RE, augmente.

iii-Effet de la période

Si on produit un signal de forte amplitude dans une période endogène courte, une inversion de la probabilité au voisinage de l'impulsion est observée (cf.fig.49c) ainsi qu'une baisse globale des valeurs de probabilité.

iv-Variabilité des seuils d'obtention

Les amplitudes nécessaires pour obtenir une probabilité de réponse de 1.0 varient fortement evec les différents poissons. Un facteur de 5 est observable intraspécifiquement et interspécifiquement. Certaines espèces comme M.cyprinoides ou H.bebe présentent des RPI pour des valeurs basses de la gamme, et souvent inférieurs à 0.05mV.cm-1. Dans les 'petites' espèces (P.bovei, P.isidori) les seuils sont plus élevés (0.4à0.8mV.cm-1).

IIIh1b-Durées de la pause

Dans la RPI la durée de la pause dépend des caractéristiques du signal.

i-Effet de l'amplitude

La durée de la suspension est proportionnelle à l'amplitude du signal pour une occurence donnée (cf.fig.50a). La variabilité de la réponse ne diminue pas constamment avec l'augmentation de l'amplitude, et une variabilité minimale est observée pour des valeurs d'amplitude de 2à4 fois celle du seuil. L'amplitude du signal détermine également la durée de la pause si l'on répète ce signal dans un train de durée constante (fig.51d).
Les électrorécepteurs à l'origine de la RPI, n'analysent pas

l'amplitude du signal. En effet, si l'on augmente la puissance du signal en augmentant sa durée, aucun effet significatif n'apparait sur la durée de la pause (fig.50b).

ii-Effet de la répétition du signal

La répétition à long terme n'affecte pas les durées des RPI de façon significative (cf.fig.47) que ce soit par un allongement ou un racourcissement. Dans le cas d'une répétition à court terme (50Hz) et à amplitude constante, on observe une proportionnalité entre la durée de la pause et le nombre de signaux produits (cf.fig.51b). Si on poursuit la répétition, la pause prend fin et le poisson émet au moins une impulsion avant de reprendre une pause ou d'émettre une réponse de régularisation (fig.51c).
Le taux de répétition intervient également dans la durée de la pause. En utilisant deux signaux d'amplitude supra-liminaire pour la première stimulation , on peut augmenter la durée de la pause en espaçant ces deux signaux (fig.52a). L'effet cumulatif diminue fortement lorsque l'intervalle entre les deux signaux dépasse 100ms. De façon comparable une variation d'amplitude de signaux séparés par un intervalle constant affecte la durée de la pause (fig.52b).

iii-Variabilité de la durée de la pause

Intraspécifiquement, les durées des pauses varient peu d'un individu à l'autre. La variabilité est inférieure à celle rencontrée dans le seuil de la RPI en fonction de l'amplitude. Interspécifiquement, on observe une forte variabilité : dans certains genres la durée des pauses apparait beaucoup plus longue. Chez M.rume des pauses reproductibles de plusieurs secondes sont obtenues. Si l'on se réfère à la période, la variation par rapport à G.petersii est d'un facteur de 3à5 selon les individus.

IIIh3-Discussion

L'intérêt principal de la réponse de pause immédiate réside dans son utilisation comportementale. Les voies électrosensorielles mises en cause seront discutées après l'étude de la la réponse de pause différée.

La réponse d'arrêt est une des premières réponses comportementales qui ait été observée avec une stimulation électrique (in 230,241,246...) directe ou indirecte par un court-circuit dans le champ généré par le poisson (337). Deux hypothèses ont été avancées sur ce type de réponse : l'arrêt serait un comportement de dissimulation de l'individu qui n'émettant plus, deviendrait électriquement invisible pour son congénère ou bien l'arrêt permettrait une perception sans brouillage des signaux exogènes (le poisson retient son souffle pour écouter). Le comportement d'arrêt de la décharge est composé de deux phases et les deux hypothèses sont acceptables: elles peuvent être combinées en une seule. La phase de pause reflexe correspond bien à un mécanisme améliorant les possibilités d'analyse du signal exogène en supprimant le blocage temporaire de la voie rapide dans les quelques millisecondes qui suivent l'émission de l'impulsion (370,371). Pourtant le gain apporté par un déblocage de la perception pendant une fraction de période alors que le système est en éveil constant, semble minime. Le poisson n'est pas encore en mesure d'analyser la vitesse d'approche du partenaire, les mormyromastes qui peuvent renseigner sur l'amplitude du signal exogène et ses variations ont en effet des seuils plus élevés. Il pourrait néanmoins mieux apprécier la rythmicité des signaux en libérant les circuits impliqués dans la mémorisation de sa propre période, dans le cas ou ce mécanisme existerait (cf.IIIg2). Une libération des centres de la voie rapide est par contre beaucoup plus appréciable dans la reconnaissance spécifique qui nécessite un fonctionnement très précis pour l'analyse et la différenciation des signaux (204). La réponse par pause, mettant au repos le système électrosensoriel, facilite

l'analyse des composantes spectrales du signal exogène, en évitant également l'action réciproque sur l'émission du partenaire. La reconnaissance spécifique ne peut être effectuée sur un seul signal et nécessite une redondance importante du signal exogène qui serait diminuée si celui-ci s'interrompait. Le poisson stabilisé améliore ses capacités de perception par son activité lente, avec la pause immédiate il peut profiter plus tôt des informations sur l'espèce du partenaire.

Au delà de la réponse de pause reflexe, le contrôle de l'arrêt est maintenu ou non sur la commande. Il est possible que le non maintien de l'arrêt dans ces expériences avec un signal carré provient d'une reconnaissance de l'artifice du signal perçu. En effet, dans des expériences comportementales (254,304b) entre deux individus, les arrêts sont reproductibles mais surtout ils sont d'une très longue durée et se produisent chez un des partenaires dès qu'il est à une certaine distance de l'autre poisson.

IIIh2 LA REPONSE DE PAUSE DIFFEREE

Le caractère reflexe de la réponse de pause est confirmé par l'existence d'une expression différée de la suspension de la décharge. Différent cas de RPD peuvent être observés, ils sont illustrés par la figure 53.

Le type le plus simple (a) correspond à une occurence du signal exogène plus tardive que l'initiation médullaire de la commande. Le délai nécessaire entre cette commande et l'impulsion de la décharge est de 6à7ms, donc tout signal parvenant plus tard que 7ms avant l'impulsion ne pourra avoir d'effet sur celle-ci. Ce type de réponse différée présente donc une faible probabilité d'apparition au cours (de l'activité de repos 0.03à0.06) mais cette probabilité augmente avec le raccourcissement de la période (0.3 pour la PIB).

D'autres types de réponses de pause différées peuvent être

obtenues sans que l'on puisse les justifier aussi simplement. Le second type (b) comprend l'arrivée d'une impulsion dans la zone temporelle de non réponse, c.à.d. au moment où on l'attendait, mais la durée de la période suivante est significativement allongée (fig.53b). Le troisième type (c) correspond à une pause qui se produit après une réponse rapide en bouffée comprenant plusieurs impulsions ou même parfois une seule (réponse rapide à la hauteur de la PIB), (fig.53c). Le quatrième et dernier type caractéristique (d), est une réponse de pause qui suit une RE (fig.53d). L'allongement de la période constaté après une réponse de pause immédiate n'est pas considéré comme une réponse différée.

IIIh2a-Conditions d'obtentions

i-Amplitude du signal

La gamme d'amplitude du signal exogène pour lesquels on observe ces différents types de RPD correspond à celle déterminant les RPI. Elle apparait cependant légèrement plus étendue puisqu'elle recouvre en partie la gamme des amplitudes provoquant des réponses rapides à hauteur de PIB et celle des réponses échos. Les valeurs les plus basses sont de l'ordre de 0.04mV.cm-1, les plus hautes de 10mV.cm-1. C'est donc la RPD qui est provoquée par la gamme la plus large des amplitudes du signal. Cette réponse étant de second ordre, les différents types énumérés se rencontrent en fonction de la réponse de premier ordre : dans le bas de gamme, réponse de type c et b, dans le milieu, réponse de type a et dans le haut de gamme réponse de type d.

ii-Occurence du signal.

Comme pour l'amplitude, les différents types de réponse sont subordonnées aux occurences conditionnant les réponse de premier ordre. Si on reprend une analyse comparable à celle utilisée pour la RPI, on obtient une variation de la probabilité d'apparition associée à l'occurence du signal exogéne d'amplitude donnée. Pour une amplitude constante du

bas de gamme (fig.54a) une grande variabilité dans la probabilité de RPD est constatée au cours de la période. Pour une amplitude du milieu de la gamme (fig.54b) la PRPD est nulle pendant pratiquement toute la période sauf pour la fin de celle-ci ou l'on constate des pause de type a. Enfin pour les amplitudes du haut de la gamme, on constate une prépondérance des réponses de type d pour les signaux parvenant dans les périodes longues (fig.54c) et du type b lorsque la période endogène est plus courte (fig.54d).

IIIh2b-Durée des pauses différées

La durée des pauses est comparable à celle des réponses de pause immédiates pour presque tous les types de réponse. Le seul type qui présente une forte variabilité est le type c, que l'on se réfère à la durée de la pause en elle-même ou au temps qui sépare la reprise de décharge (après la pause) de l'occurence du signal.

IIIh2c-Discussion

Que la RP soit immédiate ou bien différée, les voies qui entrent en jeu dans la médiation de ces réponses de pauses sont identiques. Les amplitudes des signaux qui déterminent les pauses correspondent au fonctionnement des électrorécepteurs du système rapide. Ces récepteurs donnent des informations temporelles sur le signal exogène avec une constante de temps très brève dans le transcodage nerveux (132,135). La durée du signal exogène ne peut donc pas intervenir sur la réponse.
Les informations sont conduites très rapidement (3à4ms,ref.346) aux centres mésencépnaliques après un relais dans le nLLLP (342). Or les effets des informations unitaires observés ont des décours temporels beaucoup plus longs que ces quelques millisecondes. Les mécanismes intervenant dans cette réponse impliquent une intégration des informations primaires avant que le contrôle ne s'exerce effectivement sur la commande. L'intégration des

informations prend un temps assez long dans la période et peut donc n'être effective qu'au cours de la période suivante ce qui provoque l'apparition d'une pause différée.
Pourtant les informations du système rapide résultent en deux types de réponse qui sont nettement différents mais qui peuvent coexister, la RR de type B et la RP. L'intégration dans le premier type de réponse ne prend pas plus de 8à10ms pour permettre un transfert vers la commande résultant en une latence de l'ordre de 20ms. Dans le second cas, la répétition de l'information 20ms plus tard suffit à stopper la réponse rapide avec un blocage qui peut se maintenir sur un nombre d'évènements de l'ordre de la centaine. Deux mécanismes interviennent donc dans l'intégration de ces informations, dans le premier, une inhibition sur la rythmicité est levée; dans le second cette inhibition est prolongée.
La dualité du fonctionnement du système doit reposer sur les caractéristiques de seuils des populations de récepteurs, bien qu'aucune donnée électrophysiologique précise ne soit disponible. Une faible quantité d'informations primaires conditionnées par les seuils des récepteurs entraine l'émission de la bouffée, par contre lorsque tous les récepteurs sont sollicités la pause se produit. Une intégration mésencéphalique, couplée à une intégration cerebelleuse peuvent expliquer les effets opposés constatés. Les temps de transfert de ces deux régions vers le relais médullaire sont comparable (100) et un effet de balance de ces deux régions du cerveau expliquerait l'antagonisme des réponses véniculées par le même système sensoriel.

TROISIEME PARTIE

REMARQUES ET CONCLUSION

IVa REMARQUES SUR LES MECANISMES DETERMINANT LES REPONSES ELECTROGENES

Au cours de ce travail, les réponse étudiées ont été interprétées au travers des caractéristiques de deux (knollenorganes et mormyromastes) des trois systèmes électrosensoriels. L'application d'une réponse à l'un ou l'autre des systèmes "actifs" a été facilité par le nombre important de données obtenues par l'électrophysiologie centrale ou périphérique de ces voies chez les mormyridés.

Bien que le système passif des organes ampullaires n'ait pas été utilisé pour expliquer certains aspects des réponses, il semble douteux qu'il n'intervienne pas activement dans le comportement électrogène du poisson. Les données électrophysiologiques anciennes voulait que le système des organes ampullaire n'intervienne que dans la détection des champs statiquesà variation lente, et par conséquent ne pouvait pas être affecté par les impulsions brèves émises par les mormyridés (278,326). Les travaux de Bell (124) sur la physiologie de ce système ont montré que cette proposition était fausse car les travaux antérieurs avaient été effectués en utilisant une conductivité trop faible pour permettre le fonctionnement normal des récepteurs. Quand ces derniers sont placés dans des conditions de conductivité naturelles ($<100 uS.cm^{-1}$), leur activité spontanée est fortement modulée par la décharge du poisson. Pour l'utilisation des capacités d'électrolocalisation, un signal associé à la commande compense cette modulation (119b), comme dans le cas du système rapide ou un signal associé bloque les entrées.

L'effet d'un signal exogène sur la transduction des informations primaires des ampullaires doit donc êtreanalogue à celui de l'impulsion endogène. L'effet est une accélération durant 40à45ms (avec un pic à 20/25ms) que suit une dépression presque complète 60à70ms après l'émission. Le système des mormyromastes et le système des organes ampullaires sont anatomiquement liés principalement dans le cortex du LLLP. Bien que le travail de Bell ne précise pas les amplitudes des signaux utilisés, elles sont logiquement du même ordre que celle perçues par les mormyromastes.

Une autre information temporelle est donc disponible dans le cortex du LLLP, uniquement par le jeu des informations périphériques. Au cours de la période endogène, l'augmentation des informations d'origine ampullaire correspond à l'inhibition de la réponse écho chez G.petersii. La diminution puis la disparition coincide avec l'apparition graduelle de la RE. Le contrôle périodique sur les entrées des mormyromastes n'est ainsi peut être pas d'origine centrale mais périphérique par la convergence des informations ampullaires. Le G.petersii possèderait donc des mécanismes de contrôle efficaces, mais brefs dans la période endogène, en utilisant le signal associé à la commande, et parallélement maintiendrait sur le système actif principalement dévolu à l'électrolocation le contrôle d'un système voisin passif.
L'absence d'association entre ces deux systèmes pourrait expliquer, chez des espèces comme H.bebe et M.cyprinoides, l'absence d'une période d'inhibition sur la réponse écho.

IVb REMARQUES SUR L'UTILISATION COMPORTEMENTALE DES REPONSES ELECTROGENES

L'ensemble des réponses étudiées dans la seconde partie de ce travail constitue un répertoire particulièrement étendu pour répondre à un seul signal. Le poisson solitaire utilise

les différents mécanismes sensorimoteurs qui sont à sa disposition pour répondre à l'apparition d'un signal exogène. Les rôles comportementaux possibles ont été abordés au cours de chacune des discussions afférentes aux réponses. Une synthèse sur un modèle comportemental précis doit en être faite.

Dans la situation envisagée, le poisson est territorialisé précairement et réagit à l'apparition dans sa sphère électrosensorielle d'un autre individu. La modélisation est effectuée dans le plan horizontal et avec des valeurs correspondant aux donnée obtenues chez G.petersii.
Le schéma 12a représente, autour d'un poisson stabilisé, la configuration du champ électrique pour laquelle l'amplitude maximale de l'impulsion est de 1mV.cm-1. Si l'on considère elle comme le seuil des mormyromastes, cette valeur définit une zone à l'intérieur de laquelle le fonctionnement normal d'une partie du système électrosensoriel d'un intrus risquera d'être perturbé. Cette zone sera donc pour le poisson stabilisé une zone de protection. Elle présente une assymétrie provoquée par la présence du corps en avant de l'organe électrique. La protection s'étend nettement plus loin vers l'arrière.

Réciproquement, un individu mobile qui déplace sa zone de protection, va pouvoir perturber le poisson stabilisé et déterminer une zone de nuisance possible. La majorité des récepteurs étant situés dans la région céphalique, les zones de nuisance pour le poisson stabilisé vont varier selon le type d'approche du partenaire (schéma 12b). Les différences sont assez faible, mais l'approche à reculons, par exemple, permettra à l'intrus de perturber le poisson stabilisé en évitant d'être lui-même perturbé par celui-ci.

Concentriquement à cette limite de la zone de nuisance, des zones vont correspondre à l'expression des différentes réponses électrogènes. Le schéma 12c montre une situation au cours de l'activité de repos. Les réponses d'un type donné sont indiqués graphiquement avec leur probabilité sur l'ensemble d'une période. Pour une impulsion exogène émise par un poisson à une distance de l'ordre du mètre, la réaction de bouffée a une faible probabilité dans cette zone externe. Si l'intrus approche du poisson stabilisé, il risque d'abord de provoquer, avec une probabilité basse une réponse par pause différée, puis une réponse de pause immédiate avec une probabilité d'autant plus élevé qu'il progresse. Avec le raccourcissement de la distance séparant le deux poissons, le poisson stabilisé va, avec la pénétration du congènére dans sa zone de nuisance, déclencher des réponses qui permettront de minimiser la perturbation apporté par l'intrus (réponses rapides, réponse écho). Lorsque la distance se raccourcit encore, la réponse de protection devient une action aggressive avec l'émission d'une régularisation prolongée qui, tout en diminuant la sensibilité de son propre système, augmente la probabilité de perturber efficacement le système sensoriel de l'intrus. Les réponses de protection sont déclenchés lorsque la distance devient inférieure à 50cm. Selon la direction et la vitesse d'approche de l'intrus, tout ou partie du répertoire sera utilisé.

Si la modélisation est possible pour l'individu stabilisé, il reste à effectuer celle de l'individu qui se déplace et à tester l'efficacité de ces différentes réponses. Le faible effet des stimulations avec des latences de réponses caractéristiques sur un individu stabilisé et isolé n'est pas applicable à l'individu qui se déplace. Ce dernier a, par ailleurs, de nombreuses nouvelles données sensorielles à intégrer et devrait être encore moins sensible à la transmission d'informations sur les canaux électriques.

IVa3 CONCLUSIONS

Les travaux présentés dans ce mémoire ont été réalisés dans l'optique d'une étude approfondie des mécanismes de communication électrique chez les poissons à rythme variable. L'hypothèse préalable, d'une transmission d'informations sociales codées par une durée déterminée, répétée ou non, n'est absolument pas vérifié par les observations en milieu naturel et l'expérimentation. De façon plus restrictive, la latence qui sépare le signal exogène de l'impulsion n'apparait pas avoir non plus un caractère informatique particulier pour le répondeur. Pour une latence constante entre évènements, le répondeur émettra différemment selon :
-son identité,
-son comportement électrique propre,
-son état comportemental général,
-l'amplitude du signal qu'il perçoit,
-les évènements électriques les plus récents.
On ne peut pas non plus associer de notion de spécificité à une réponse émise :
-des espèces éloignées géographiquement, évolutivement ou comportementalement produisent des réponses comparables et indistinguables (réponse écho, suspensions),
-des individus d'espèces différentes ont des réponses plus comparables (temporellement) entre elles qu'avec celles de conspécifiques.

Ainsi l'utilisation directe d'une seule information temporelle est exclue de la communication sociale chez les mormyres. Par contre, échanges d'informations et reconnaissance spécifique restent probables avec les bases de ce codage temporel.
Les réponses étudiées dans ce travail reflètent des mécanismes de base qui dépendent de la structure, du fonctionnement et de l'ontogénèse de l'appareillage

sensoriel. C'est l'utilisation indirecte de ces mécanismes qui permet à l'individu d'élaborer un comportement social adapté.
L'utilisation des différents mécanismes avec des gradations contrôlables peuvent néanmoins permettre la transmission d'informations relatives à l'espèce, l'état individuel d'aggressivité ou de maturité sexuelle dans un modèle cohérent.

Dans une situation comportementale plausible, calquée sur un comportement observé en milieu naturel, le poisson "territorialisé" est à même de se signaler, d'analyser les informations que pourrait transmettre un intrus, de se protéger sensoriellement et de perturber son adversaire grâce à l'utilisation de son répertoire fondamental. La plupart des mécanismes apparaissent de façon reflexe mais subissent un contrôle central plus ou moins fort selon la situation.

La méthodologie employée dans la partie expérimentale n'a pas permis d'étudier la dynamique de ces réponses mais seulement leur probabilité d'apparition. L'étude dynamique, effectuée sur les enregistrements en milieu naturel, est cependant applicable à une expérimentation en aquarium; et, avec la connaissance du répertoire fondamental, l'analyse des interactions élémentaires devient possible.

RESUME

Les travaux présentés dans ce mémoire contribuent à l'étude de la réception et de l'émission d'informations de nature électrique. Les poissons de la famille des mormyridés sont des poissons électriques à faible décharge. Ils utilisent leur décharge et leur sens électrique dans les mécanismes de reconnaissance spatiale et sociale.

Une revue critique des travaux expérimentaux des dix dernières années, sur les relations entre signaux perçus et émis par un individu, est effectuée. Les observations qui ont pu être faites en milieu naturel servent de base à une analyse expérimentale des mécanismes d'interactions des décharges entre individus.

L'étude simplifiée des rythmes de décharge endogène des mormyridés a permis d'élaborer une méthode d'analyse basée sur l'emploi d'un signal artificiel. L'émission est commandée selon les caractéristiques du rythme endogène de décharge de l'animal.

Différents types de réponses lors de l'électroperception d'un seul signal sont caractérisées par la latence qui sépare l'émission de la décharge de celle du signal. Ils constituent le répertoire fondamental de l'espèce. Une réponse du répertoire est mise en jeu lors de la rencontre entre individus en fonction de la position spatiale et des relations temporelles entre les impulsions. L'analyse expérimentale des réponses, de leurs caractéristiques et de leurs conditions d'obtention est développée en allant des réponses les plus simples vers des réponses intégrées plus complexes. Les mécanismes sensoriels et les voies nerveuses

correspondantes sont discutées pour chaque type de réponse. L'interprétation comportementale est effectuée sur un modèle dans lequel um individu perçoit une décahrge d'un congénère.

La réponse directe (RD), (latence <7ms) représente un entrainement spinal de la décharge en aval de la commande bulbaire. Elle pourrait se produire dans les situations ou les animaux viennent au contact.

La Réponse Echo (RE), réponse à courte latence (<15ms) est étudiée au travers de ses différentes expressions selon les conditions d'apparition, les conditions du milieu ainsi que les conditions spécifiques ou génériques. Les données, associées auxobservations éthologiques, permettent d'affirmer l'existence d'une voie spécifique de cette réponse et d'un contrôle complexe des entrées électrosensorielles sur la commande de l'électrogenèse. La réponse et son controle permettent au poisson de se démarquer temporellement de la décharge d'un partenaire.

Les Réponses Rapides (RR) rassemblent les réponses présentant des latences supérieures à celle des réponses échos (>15ms) mais qui raccourcissent significativement la période endogène. Ces réponses sont graduables en fonction des caractéristiques du signal. Les relations entre les différentes modalités présentées par ces réponses et les caractéristiques du rythme endogène sont discutées.

Les Réponses de Régularisation (RG) prolongent une réponse initiale par un controle soutenu du rythme d'émission. Les durées du maintien du controle ainsi que la longueur de la période suivie sont étudiées par rapport au répertoire endogène de l'animal. La variabilité intra et interspécifique indique l'importance comportementale des capacités de régulation de la période dans les rapports sociaux.

La Réponse par Décalage (RS) est une réponse qui correspond à une émission de décharge avec une latence qui calque la dernière période endogène courue. La discussion porte sur des mécanismes possibles de la régulation du rythme endogène et de la conservation d'informations temporelles.

Les réponses par Pauses (RP) sont des suspension brèves de l'émission de la décharge qui se distinguent des arrêts prolongés. Les pauses peuvent être immédiates ou bien différées. La dualité des canaux électrosensoriels et de leur fonctionnement est mis en rapport avec ce type de réponse. L'aspect complexe des réponses de pause est abordé au travers de leur utilisation comportementale et sociale.

En conclusion, l'utilisation des différentes réponses est décrite dans une situation comportementale adaptée. La comparaison des différentes conditions d'obtention des réponses amène à réfuter l'hypothèse d'une communication sociale reposant sur un codage de type temporel des informations. La communication électrique chez les mormyres apparait au contraire comme une utilisation probabiliste des différents mécanismes de réponses pour perturber ou non le partenaire selon la motivation et la situation comportementale.

SOMMAIRE

Sémantique et restrictions de certains termes employés..... p.131

Abréviations utilisées..... p.133

Liste taxonomique des espéces étudiées..... p.135

Tableaux..... p.137

Liste des Figures..... p.143

Figures de la première partie..... p.145

Figures de la seconde partie..... p.159

Schémas et diagrammes associés aux méthodes..... p.215

Bibliographie..... p.235

DEFINITIONS ET RESTRICTIONS SEMANTIQUES DE CERTAINS TERMES UTILISES

Dans le contexte de cette étude, un certain nombre de mots sont employés avec un sens restreint et particulier.

Acte	Acte moteur caractéristique associé à un comportement
Activité électrique	Emission d'impulsions de la décharge électrique
Activité motrice	Déplacement locomoteur de l'animal
Activité de repos	Activité comportementale correspondant à une station de l'animal présentant une activité respiratoire et d'équilibration par des mouvements des nageoires pectorales accompagnés d'une activité électrique lente et caractéristique
Commande	Structures et mécanismes à l'origine (mésencéphalique, bulbaire ou spinale) de l'électrogénèse
Décharge	S'applique à l'ensemble du fonctionnement de l'organe électrique
Impulsion	Emission élémentaire de la décharge électrique
Intervalle	Durée de la Période entre deux impulsions commandées de façon endogène
Latence	Concerne uniquement la réponse à un signal exogène
Occurence	Délai entre une impulsion et l'émission du signal
Période	Caractérise uniquement le temps séparant deux commandes électrogènes sous programmation endogène
Régulation	Phase d'activité électrique où la période est soumise à un contrôle autre que celui présidant à l'activité de repos
Régularisation	Phase d'activité électrique où une période précise et déterminée est suivie
Réponse	Toute émission d'impulsion avec un décalage par rapport à la période après l'émission d'un signal
Signal	Stimulus électrique délivré au travers d'électrodes physiquement séparées de l'animal
Similisignal	Stimulus électrique dont les caractéristiques sont comparables à une impulsion

Un certain nombre de termes anglo-américains, habituellement utilisés en physiologie ont été traduits (même s'ils sont parfois dans le texte entre guillemets).

Bouffées	Bursts
Structure (rythmique)	Pattern
Séquence préenregistrée	Play-back

LISTE DES ABREVIATIONS UTILISEES

AR	Activité de repos (électrique et motrice)
ARS	Amplitude relative du signal
AM	Activité motrice
CAS	Signal associé à la commande
CRI	Autocorrélogramme des intervalles successifs
CCR	Corrélogrammes des impulsions entre deux individus
EOD	Décharge de l'organe électrique; Impulsion.
HII	Histogramme statistique des intervalles
HIS	Histogramme séquentiel des intervalles
HIJ	Histogramme des intervalles successif; Corrélogramme d'ordre 1
OE	Organe électrique
PIB	période minimale dans une bouffée
PIR	période de régularisation endogène
Ps	Période minimum entre deux stimulations successives
PSH	Histogramme des latences séparant l'impulsion endogène du signal (stimulus)
RA	Réaction d'arrêt de l'activité de décharge.
RD	Réponse par Décalage
RE	Réponse Echo
RG	Réponse de régularisation
RU	Réponse de l'organe électrique
RPD	Réponse par pause différée de l'activité de décharge
RPI	Réponse par pause immédiate de l'activité de décharge
RR	Réponse Rapide
RS	Réponse par décalage, glissement de la période
SES	Système(s) électrosensoriel(s)

SESM Système électrosensorimoteur

SL Système électrosensoriel "lent"; mormyromastes-lobe latéral-noyau latéral mésencéphalique

SNC Système nerveux central

SR système électrosensoriel "rapide"; knollenorganes-noyau du lobe latéral-noyau extrolatéral mésencéphalique

LISTE TAXONUMIQUE DES ESPECES ETUDIEES

(avec l'abréviation employée dans le texte)

Genre	Espèce et nom abrégé	Localisation*
Brienomyrus (Taverne 1971)	B.brachyistius (Gill,1862)	C N G
	B.longicaudatus (Taverne,1976)	G
	B.niger (Gunther,1866)	C N
Campylomormyrus (Bleeker,1874)	C.rhynchophorus (Boulenger,1898)	Z
	C.tamandua (Gunther,1864)	C N Z
Gnathonemus (Gill,1862)	G.petersii (Gunther,1862)	N Z
Hyperopisus (Gill,1862)	H.bebe (Lacépède,1803)	C N S
Marcusenius (Gill,1862)	M.cyprinoides (Linné,1758)	C N Z
	M.moori (Gunther,1867)	G Z
	M.paucisquamatus (Taverne,1976)	G
Mormyrops (Muller,1843)	M.deliciosus (Leach,1818)	C N Z
	M.zanclirostris (Guntner,1867)	G Z
Mormyrus (Linné,1766)	M.rume (Cuv.&Val.,1846)	C N S Z
Petrocephalus (Marcusen,1854)	P.bovei (Cuv.&Val.,1846)	C N S
Pollimyrus (Taverne,1971)	P.isidori (Cuv.&Val.,1846)	C N S

* Les abréviations correspondent aux systèmes fluviaux suivants :
C = Chari-Logone ; G = Ogoué-Ivindo; N = Niger-Benoué; S = Sénégal; Z = Congo-Oubangui (cf.Schéma 2)

	Période Nocturne (ca.1800-1000)	Période diurne (ca.1000-1800)
SUSPENSIONS ≥1s (p par intervalle)	1.6 10-3/3.7 10-5	3.1/9.4 10-4
BOUFFEES (5 intervalles) ± 10% PBI; p par seconde	1.6 10-2/8.0 10-3	1.2/5.4 10-3
REGULARISATIONS (>10 intervalles ± 10% PRI) p par seconde	0.6/1.6 10-2	2.4/10-3

TABLEAU II : Probabilité d'apparition d'une variation caractéristique du rythme chez un G.petersii isolé

Espèce	CEU	CET	PEU
B.brachyistius	1250	15	3.0
B.niger	1000	10	4.5
C.tamandua	1700	20	2.8
G.petersii	1350	15	2.9
H.bebe	925	10	1.7
M.cyprinoides	1250	18	2.7
M.moori	650	5	1.5
M.rume	3300	70	95.0
P.bovei	780	8	1.0
P.isidori	480	6	0.3

TABLEAU III : Caractéristiques des impulsions de décharge des espèces étudiées.
Amplitudes (mV) maximales des impulsions à 1cm de l'organe électrique (CEU), à 5cm de la tête sur l'axe interoculaire (CET); puissance efficace du signal (nW/cm3) à 1 cm de l'organe électrique.

	RD	RE	RRh	RRb	RG	RS	RPI	RPD
B.brachyistius	=	x	x	=	+	=	+	+
B.longicaudatus	x	-	x	=	=	=	x	+
B.niger	=	x	x	+	+	=	+	+
C.rhyncophorus	=	x	+	=	+	=	+	=
C.tamandua	=	x	x	x	+	=	=	x
G.petersii	x	x	x	x	x	x	x	x
H.bebe	=	x	x	=	+	=	x	x
M.cyprinoides	+	x	x	=	x	+	x	x
M.moori	=	x	+	+	+	=	+	+
M.paucisquamatus	=	x	=	=	=	=	+	+
M.deliciosus	=	-	=	=	=	=	+	=
M.zanclirostris	+	-	+	=	=	=	+	=
M.rume	=	-	x	-	x	=	+	-
P.bovei	=	x	x	=	+	=	+	+
P.isidori	=	x	x	+	x	=	x	x

TABLEAU IV : Specificité des réponses électrogènes.
x, réponse présente et étudiée; +, réponse présente; -, réponse absente et recherchée; =; réponse absente et non recherchée.

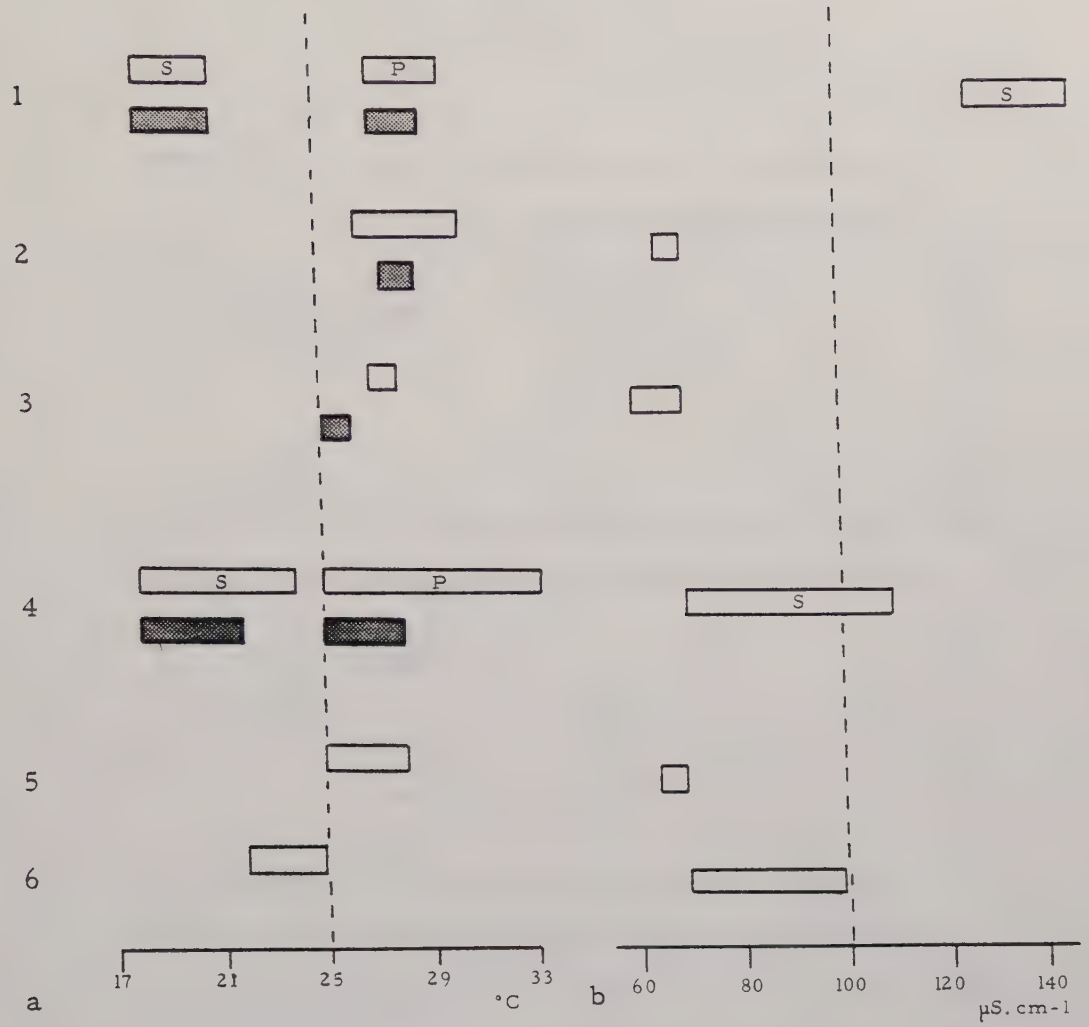
LISTE DES FIGURES

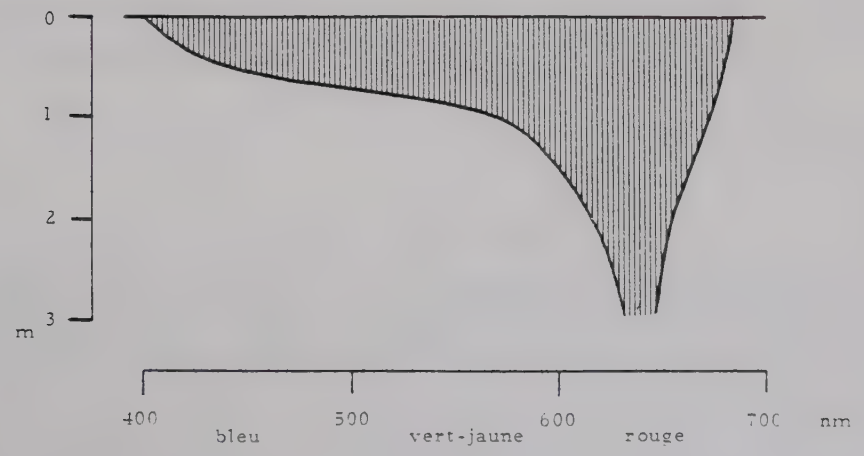
Figure 1 : Données sur les facteurs physiques du milieu aquatique pour trois zones tropicales et équatoriales.
Figure 2 : Rythmes de décharge de Mormyres isolés (résidents) dans le milieu naturel (Chari,Niger); activités de repos.
Figure 3 : Rythmes de décharge de Mormyres isolés (résidents) dans le milieu naturel (Chari,Niger); autres activités.
Figure 4 : Interactions électriques entre un individu résident et un intrus.
Figure 5 : Interactions électriques entre un résident et un intrus.
Figure 6 : Interactions électriques entre deux individus non résidents.
Figure 7 : Effets de signaux exogènes sur une décharge régulière en milieu naturel.
Figure 8 : Réponses de premier ordre : représentations séquentielles.
Figure 9 : Réponses de premier ordre : représentations statistiques.
Figure 10 : Réponses de second ordre : représentations séquentielles.
Figure 11 : Réponses composites : représentations séquentielles.
Figure 12 : La réponse Directe
Figure 13 : La Réponse Echo. Probabilité d'obtention en fonction de l'amplitude du signal pour une occurrence donnée.
Figure 14 : La Réponse Echo. Probabilité d'obtention en fonction de l'occurrence du signal pour une amplitude donnée.
Figure 15 : La Réponse Echo. Isoprobabilités des réponses en fonction de l'amplitude et de l'occurrence du signal.
Figure 16 : La Réponse Echo. Seuils (PRE>0.7) en fonction de l'amplitude et de l'occurrence du signal.(G.petersii-Périodes longues).
Figure 17 : La Réponse Echo. Seuils (PRE>0.7) en fonction de l'amplitude et de l'occurrence du signal.(G.petersii-Périodes courtes).
Figure 18 : La Réponse Echo. Seuils (PRE>0.7) et Probabilités en fonction de la durée du signal et de son énergie.(G.petersii-Périodes longues).
Figure 19 : La Réponse Echo. Seuils (PRE>0.7) en fonction de l'amplitude et de la position de la stimulation.
Figure 20 : La Réponse Echo. Latences de réponse en fonction des conditions de température et de conductivité du milieu.
Figure 21 : La Réponse Echo. Latences de réponse en fonction de l'amplitude du signal.(G.petersii-Périodes longues).
Figure 22 : La Réponse Echo. Latences de réponse en fonction du l'occurrence du signal (G.petersii).
Figure 23 : La Réponse Echo. Variabilité intraspécifique des seuils de réponse (PRE≥0.7) en fonction de l'amplitude et de l'occurrence du signal. (lot homogène de 12 G.petersii)
Figure 24 : La Réponse Echo. Variabilité intraspécifique des latences.
Figure 25 : La réponse Echo. Variabilité interspécifique des latences.
Figure 26 : La réponse Echo. Probabilités avec un signal double.
Figure 27 : La réponse Echo. Probabilités d'apparition de deux réponses consécutives.
Figure 28 : La Réponse Echo. Probabilités pour un nombre donné de signaux.
Figure 29 : Evolution temporelle de la réponse écho.
Figure 30 : Existence de la réponse écho dans un groupe d'individus.
Figure 31 : Les Réponses rapide et la Réponse Echo : Conditions de transition entre les différents types de réponses.
Figure 32 : La Réponse Rapide de type B.
Figure 33 : La Réponse Rapide : Seuils d'obtention (PRR>0.7) en fonction de l'occurrence et l'amplitude du signal.

Figure 34 : La Réponse Rapide de type B. Probabilités en fonction de l'amplitude.
Figure 35 : Les Réponses Rapides de type H : Distribution des latences et Périodicité.
Figure 36 : La Réponse Rapide de type H. Latences en fonction de l'amplitude et l'occurrence du signal.
Figure 37 : La Réponse Rapide de type H. Distribution des latences en fonction de l'occurrence du signal.
Figure 38 : La Réponse Rapide chez les poissons à impulsion longue. Distribution des latences.
Figure 39 : Réponses de régularisation.
Figure 40 : La Réponse de Régularisation. Expression des formes induites et endogènes.
Figure 41 : La Réponse de Régularisation. Stéréotypie de la réponse.
Figure 42 : La Réponse de Régularisation. Probabilité d'obtention en fonction de l'occurrence du signal.
Figure 43 : La Réponse de Régularisation. Périodes de régularisation.
Figure 44 : La Réponse de Régularisation. Durée et degré de régularisation.
Figure 45 : La Réponse de Régularisation. Evolution temporelle.
Figure 46 : La Réponse par Décalage. Distribution des probabilités sur un rythme endogène.
Figure 47 : La Réponse de Pause et la Réponse d'Arret.
Figure 48 : La Réponse de Pause Immédiate. Probabilités en fonction de l'amplitude d'un signal d'occurrence fixée.
Figure 49 : La Réponse de Pause Immédiate. Probabilités en fonction de l'occurrence d'un signal d'amplitude fixée.
Figure 50 : La Réponse de Pause immédiate. Durée de la réponse en fonction de l'amplitude du signal.
Figure 51 : La Réponse de Pause Immédiate. Durée de la suspension provoquée par un signal répétitif et variabilité individuelle.
Figure 52 : La Réponse de Pause Immédiate. Effets de répétition du signal.
Figure 53 : La Réponse de Pause Différée. Différentes expressions.
Figure 54 : La Réponse de Pause Différée. Probabilité de réponse en fonction de l'occurence du signal.
Figure 54 : La Réponse de Pause Différée. Durée de la pause en fonction de l'amplitude et de l'occurence du signal.

Figures de la
Première partie

Figure 1 : Données sur les facteurs physiques des eaux dans les milieux d'observation de trois zones tropicales et équatoriales.
Gammes de températures (a) et de conductivité (b) pour les eaux de surface (0à0.5m, □) et pour les eaux sous-jacentes (1m et au dessous, ▩).
Eaux courantes : 1-Chari en saison séche (S, décembre) et en saison des pluies (P, août); 2-Tributaire du lac Kainji (bassin du Niger) en début de saison sèche (novembre); 3-Ivindo (Gabon, bassin de l'Ogoué durant la petite saison des pluies (avril).
Eaux dormantes en milieu fermé ou semi-ouvert : 4-Diverticules du Chari; 5-Anse du lac Kainji; 6-Diverticule de l'Ivindo.
c=Données sur la pénétration lumineuse dans les eaux chargées en sédiments ou acides humiques (d'après Scientific American 246,(2) 1982 p.110)
Variations de la distance (en ordonnée) de pénétration lumineuse en fonction de la longueur d'onde du spectre en nanomètres (en abcisse).


1
2
3
4
5
6
S
P
S
S
P
S
17
21
25
29
33
°C
a
60
80
100
120
140
µS.cm-1
b


0
1
2
3
m
c
400
500
600
700
nm
bleu
vert-jaune
rouge

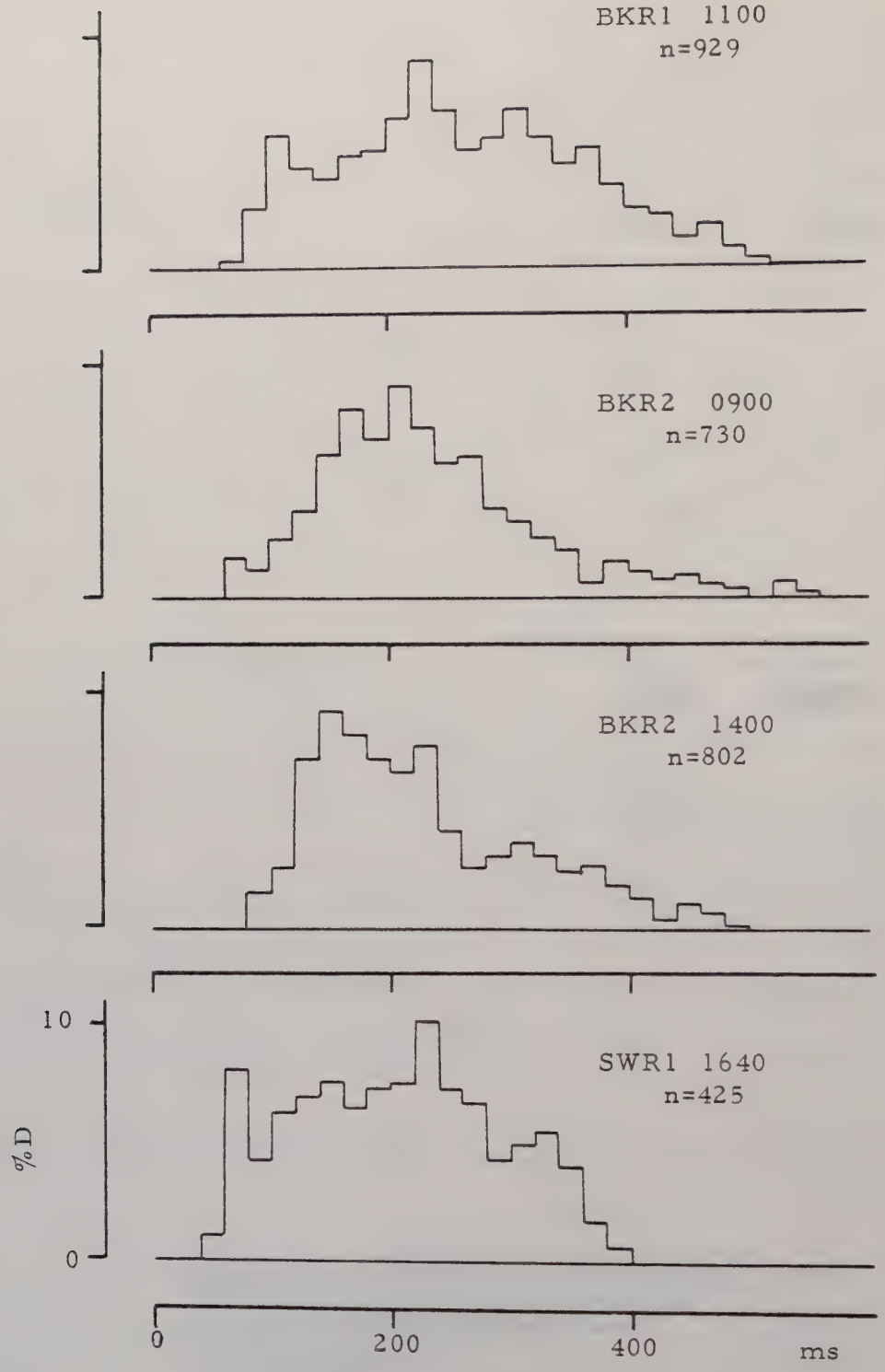


Figure 2 : Rythmes de décharge de résidents dans le Chari et la riviére Swashi (lac Kainji). Distribution relative (%D) des intervalles interimpulsions pour trois individus BKR1, BKR2 (à 0900h et 1400h), SWR1(1640h).

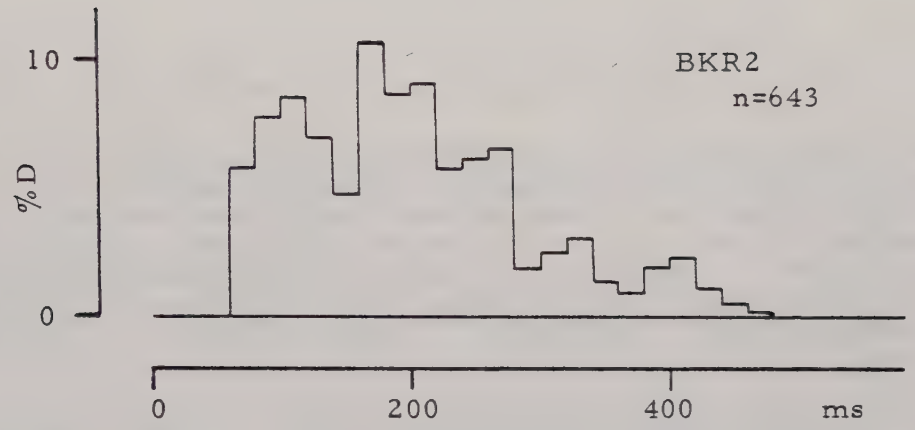


Figure 3 : Rythmes de décharge d'un résident en l'absence de stimulations électriques détectables.
Distribution relative (%D) des intervalles interimpulsions d'un résident du Chari (BKR2) en l'absence de détection de stimulations exogènes électriques. Regroupement de 5 séquences enregistrées entre (09Uuh et 14UUh).

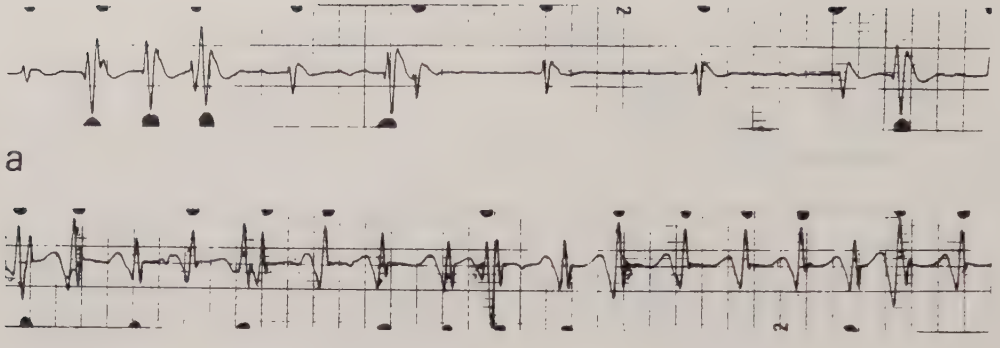
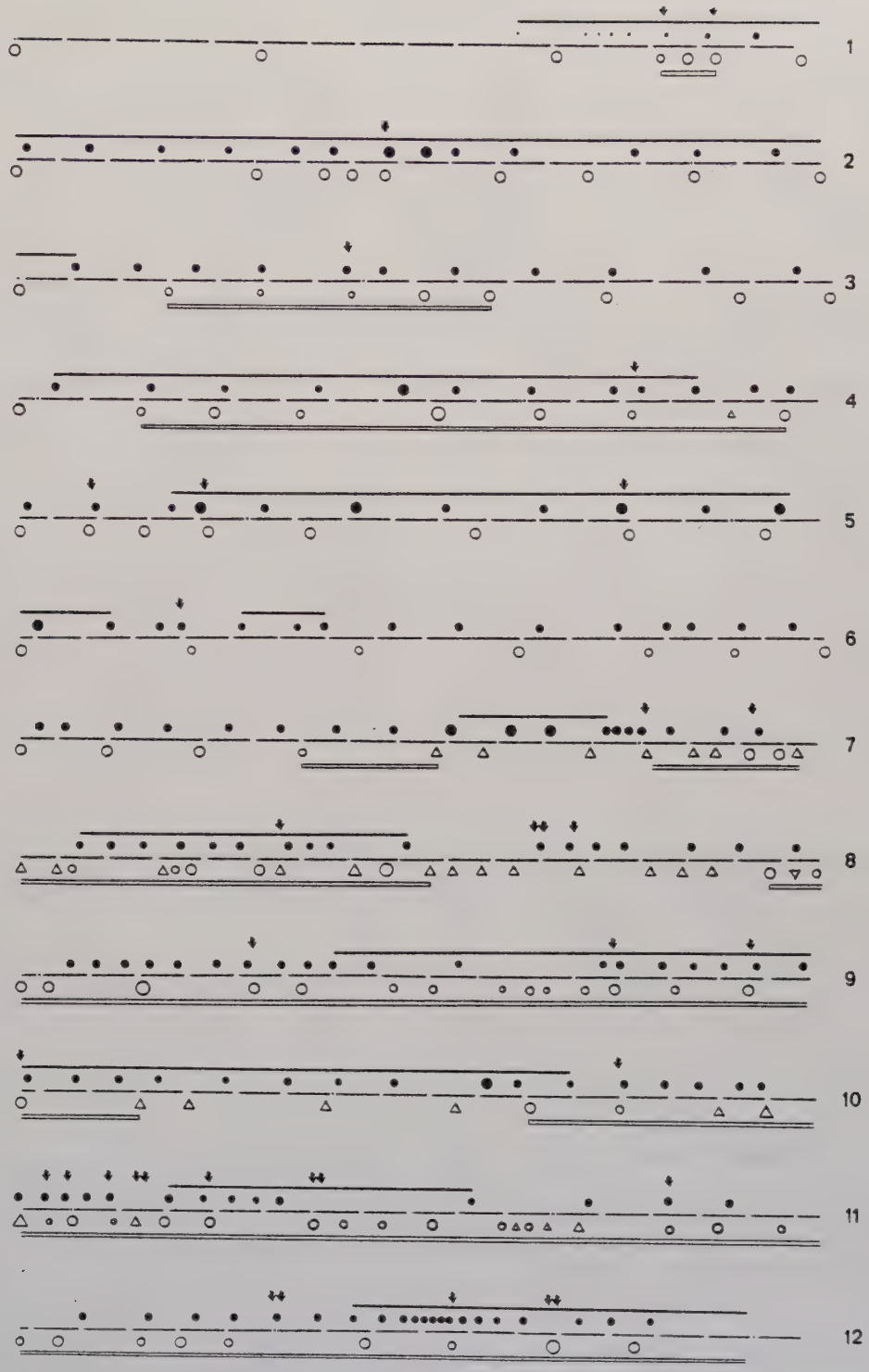


Figure 4 :Interactions électriques entre un individu résident et un intrus entrant dans la zône de détection des électrodes.
a=Oscillogramme de l'enregistrement des signaux des deux poissons, le résident est identifié par les marques inférieures, l'intrus par les supérieures. Vitesse de défilement = 20cm.s-1; carroyage horizontal 0.5cm.(25ms/div) Les impulsions sont fortement déformées par l'enregistrement magnétique sur cassette et l'inertie de l'oscillographe à jet d'encre.

b=Représentation séquentielle et corrélations temporelles entre les impulsions de décharge du résidents (symboles vides) et de l'intrus (symboles pleins). Les lignes (1/12) sont consécutives et généralement associées par une impulsion du résident. L'analyse porte sur 19 secondes pour un enregitrement de 48 secondes. Les traits tiretés fins déterminent une échelle temporelle de pas 100ms (1 tiret). La taille des symboles est proportionnelle à l'amplitude du signal enregistré. Les barres continues (vides et pleines) correspondent à des périodes de variation de l'amplitude du signal de l'individu concerné. Pour le résident, l'inversion de polarité du signal (marquant un déplacement de l'OE par rapport aux électrodes), est indiqué par le changement de symbole (rond/triangle).
Les flèches simples indiquent l'association de variations significatives du rythme de décharge chez un poisson avec une relation temporelle brève entre les impulsions des deux individus.
Les flèches doubles indiquent l'émission par un des individus d'une impulsion provoquant chez le partenaire une suspension de décharge.

b



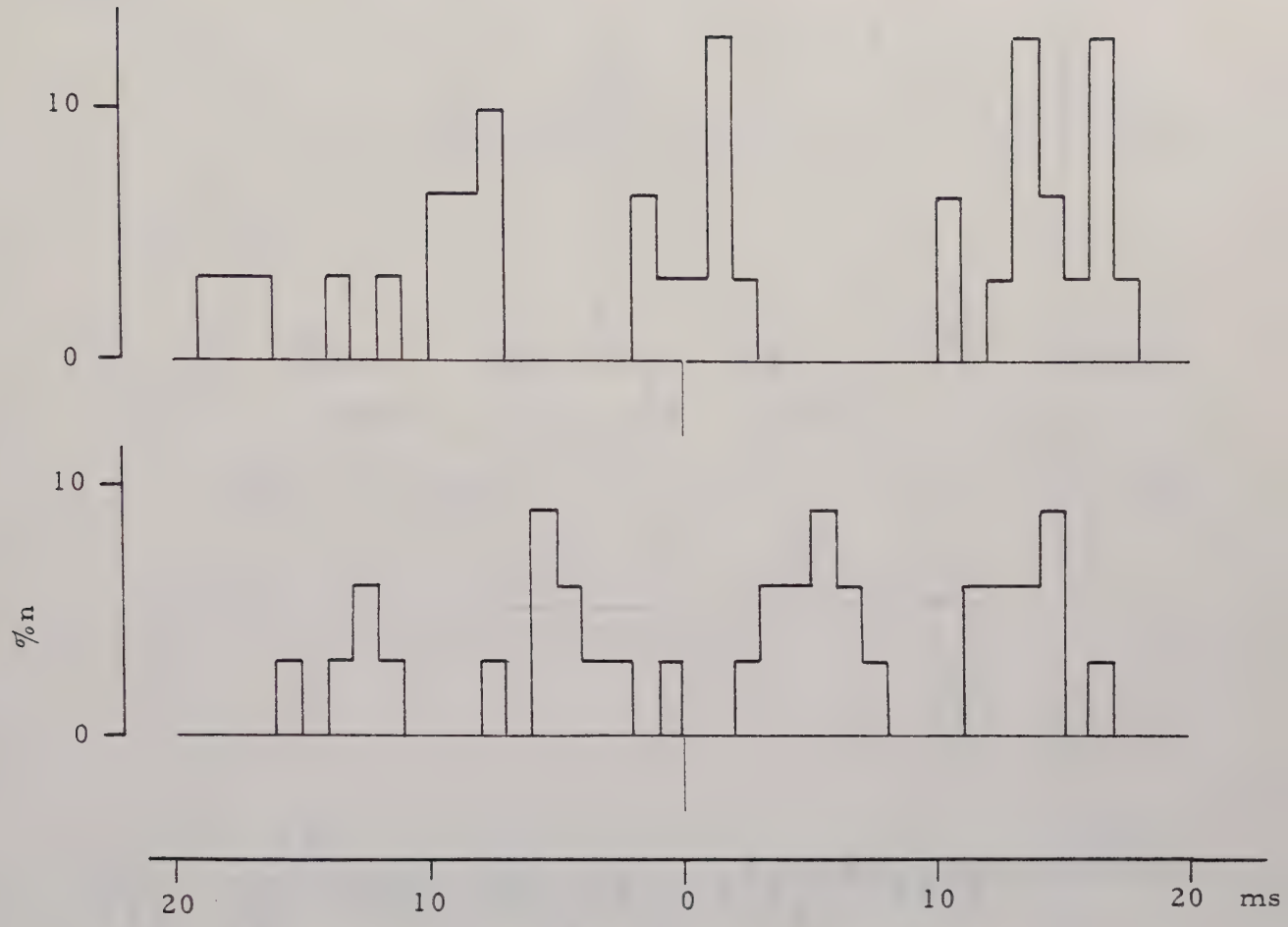
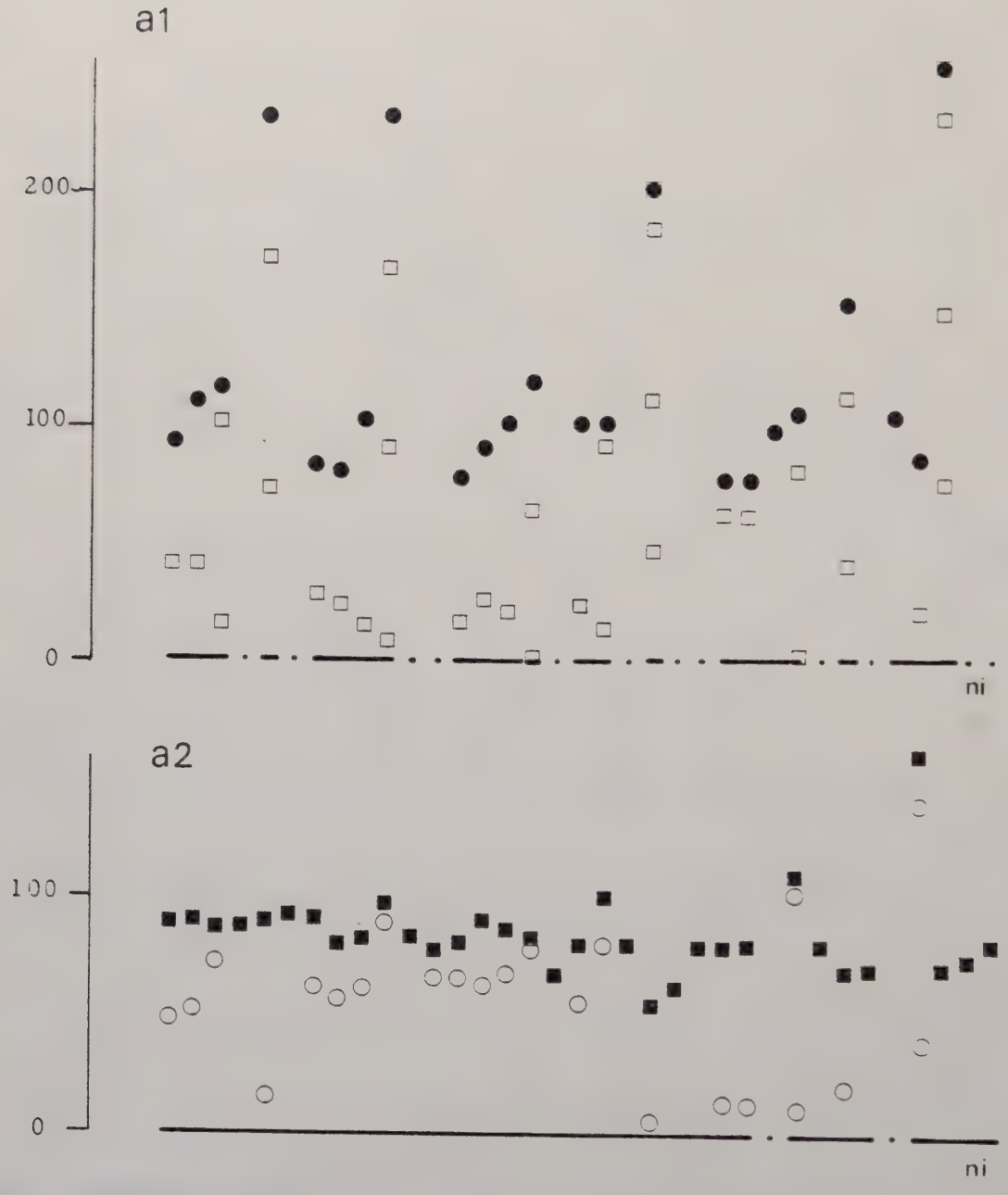


Figure 5 : Suspension de décharge chez BKR2 et corrélations temporelles avec les impulsions exogènes.
a=Distribution des signaux exogènes par rapport à l'impulsion précédant une suspension de décharge (courte 60/140ms pour un rythme de 30Hz, longue 180/580ms pour un rytnme de 8/12Hz). Représentation de 29 séquences (14/15) dans la zône temporelle -20/+20ms ou il y présence d'au moins une impulsion exogène.
b=Distribution des signaux exogènes pour trente impulsions prises aléatoirement dans les séquences correspondantes et n'étant pas suivie d'une suspension de la décharge.


a1
200
100
0
ni
a2
100
0
ni

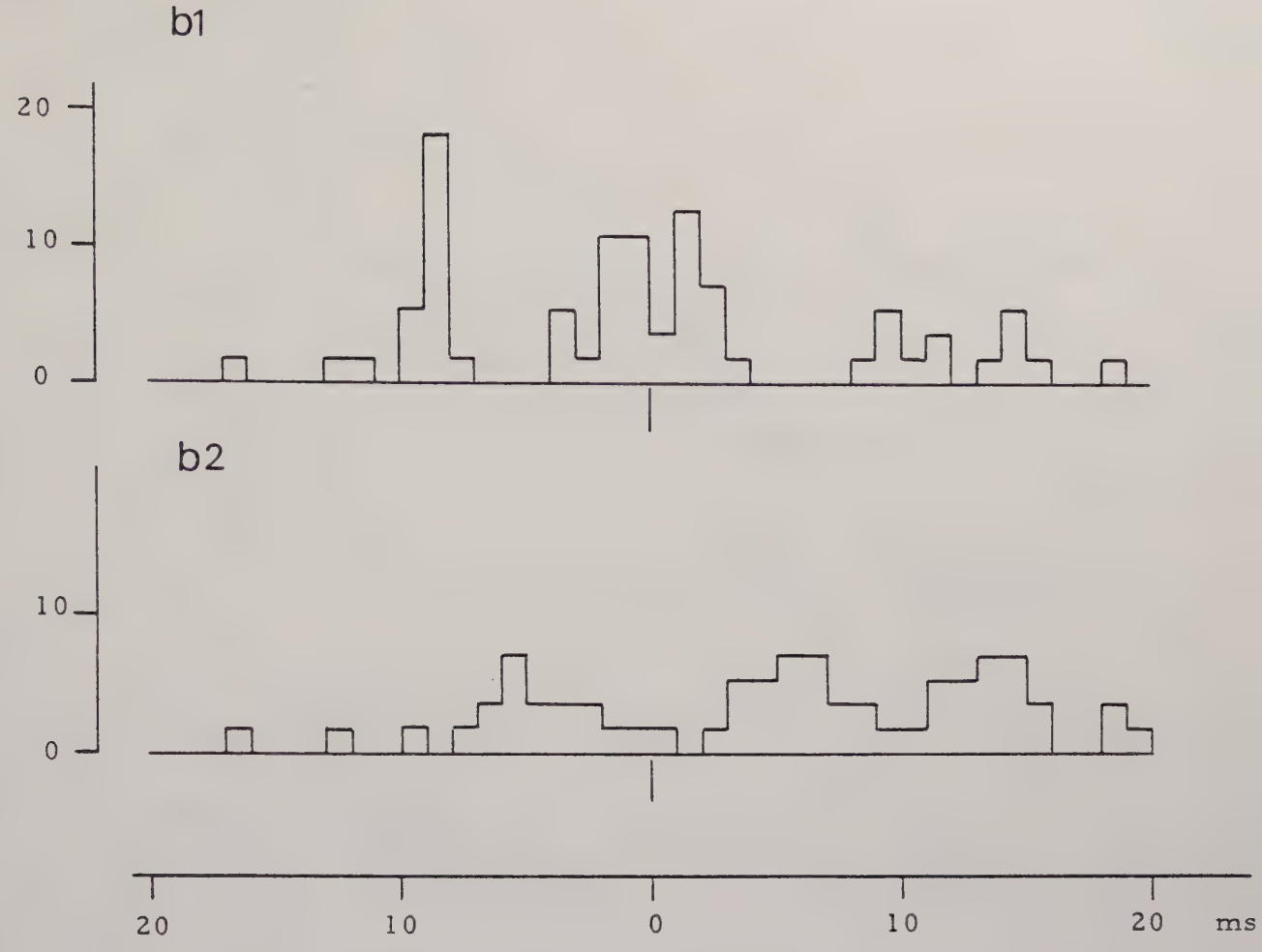
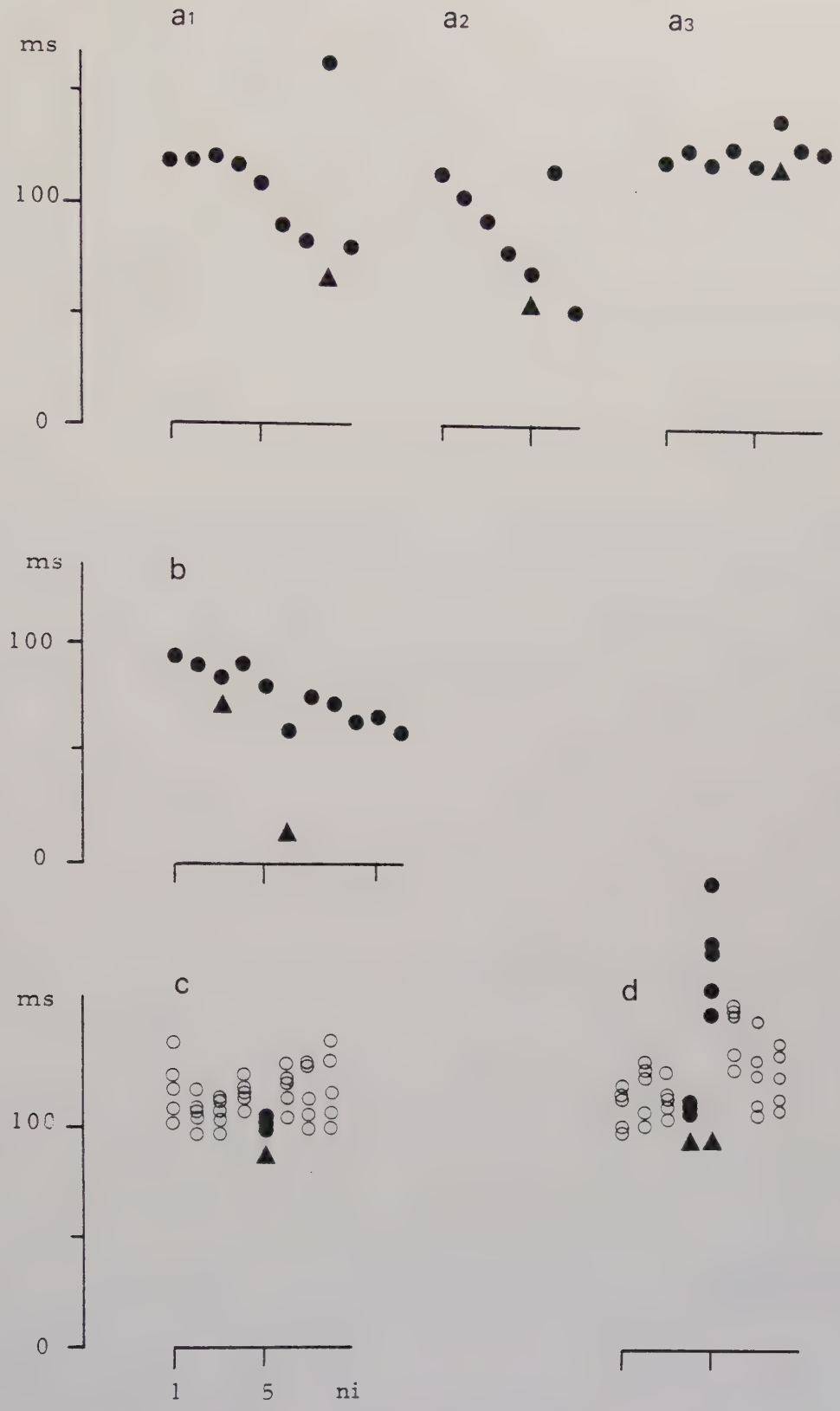


Figure 6 : Interactions électriques entre deux poissons durant la période diurne. (Affrontement localisé).

a=extraits de la séquence enregistrée montrant le couplage des impulsions des individus. Sur une représentation séquentielle de la décharge d'un individu (cf.Sch.4a) représenté avec des symboles pleins, on a superposé la décharge du partenaire représenté avec des symboles vides. La séquence (a1) du poisson P1 à décharge peu régulière est entrecoupée de suspensions de décharge, alors que celle (a2) du poisson P2 à décharge très régulière montre peu de suspensions. Les discontinuités de couplage univoque sont indiqués sur la ligne de base. Il y a correspondance entre les deux graphiques mais avec un décalage au moment des arrêts.

b1=Distribution des signaux avec corrélation à l'impulsion (0) marquant le début d'une variation rythmique; données globales de la séquence dont sont extraits les passages P1 et P2. Cinquante deux variations caractéristiques se produisant chez les deux partenaires sont confondues dans ce graphe. Distribution dans la zône temporelle : -20/+20ms.
b2=Distribution contrôle.

Figure 7 : Exemples d'effets de la présence de signaux exogènes sur une décharge régulière.
a1=suspension immédiate, a2=suspension différée, a3=décalage avec retard.
Représentations séquentielles (cf.Sch.4) du poisson régularisant (•) et de l'impulsion exogène (▲)
b=décalages avec retard et avance du poisson régularisant (•) sous l'effet des signaux du partenaire (▲).
c=décalages avec avance : superposition de 5 séquences du poisson affecté (o) par le signal exogène (▲).
d=double effet des signaux exogènes (▲▲) pour 5 autres séquences du poisson affecté (o).
En c et d notez la constance du placement temporel des impulsions exogènes.


a1
a2
a3
ms
100
0
b
c
d
1
5
ni

Figures de la
Seconde Partie

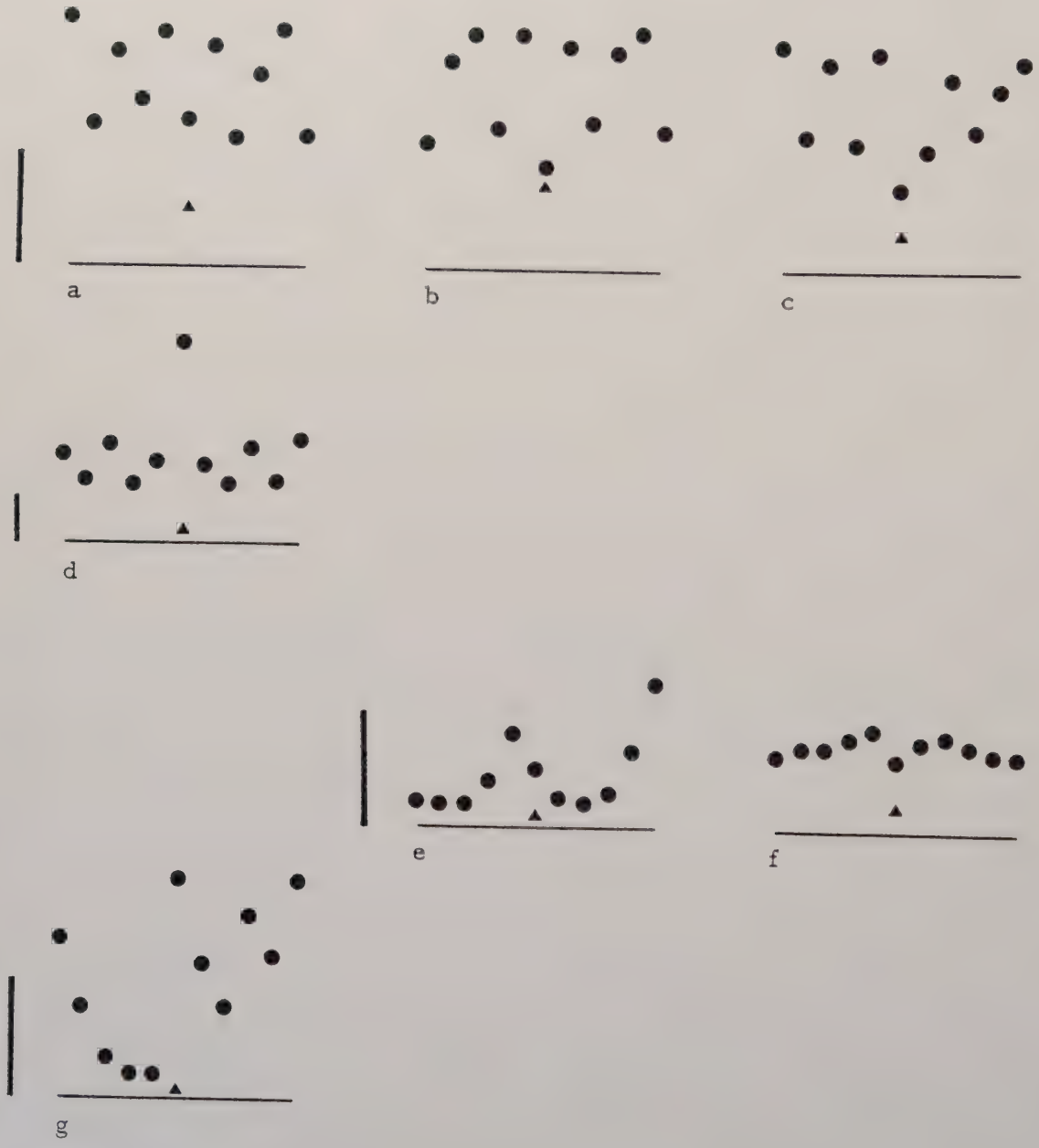


Figure 8 : Réponses de premier ordre à un signal unique
Représentation séquentielle des intervalles du poisson stimulé (●) et du stimulus (▲)
a-d:stimulation au cours de l'activité de repos; a-pas de réponse caractéristique; réponses de précession: b-réponse écho, c-réponse rapide; d-réponse de suspension.
e-g:stimulations au cours d'activités soutenues : e-réponse rapide au cours d'une bouffée; f-réponse rapide au cours d'une régularisation; g-réponse de pause au cours d'une bouffée.
Echelles : 100ms. Toutes les réponse illustrées ont été outenues chez G.petersii.

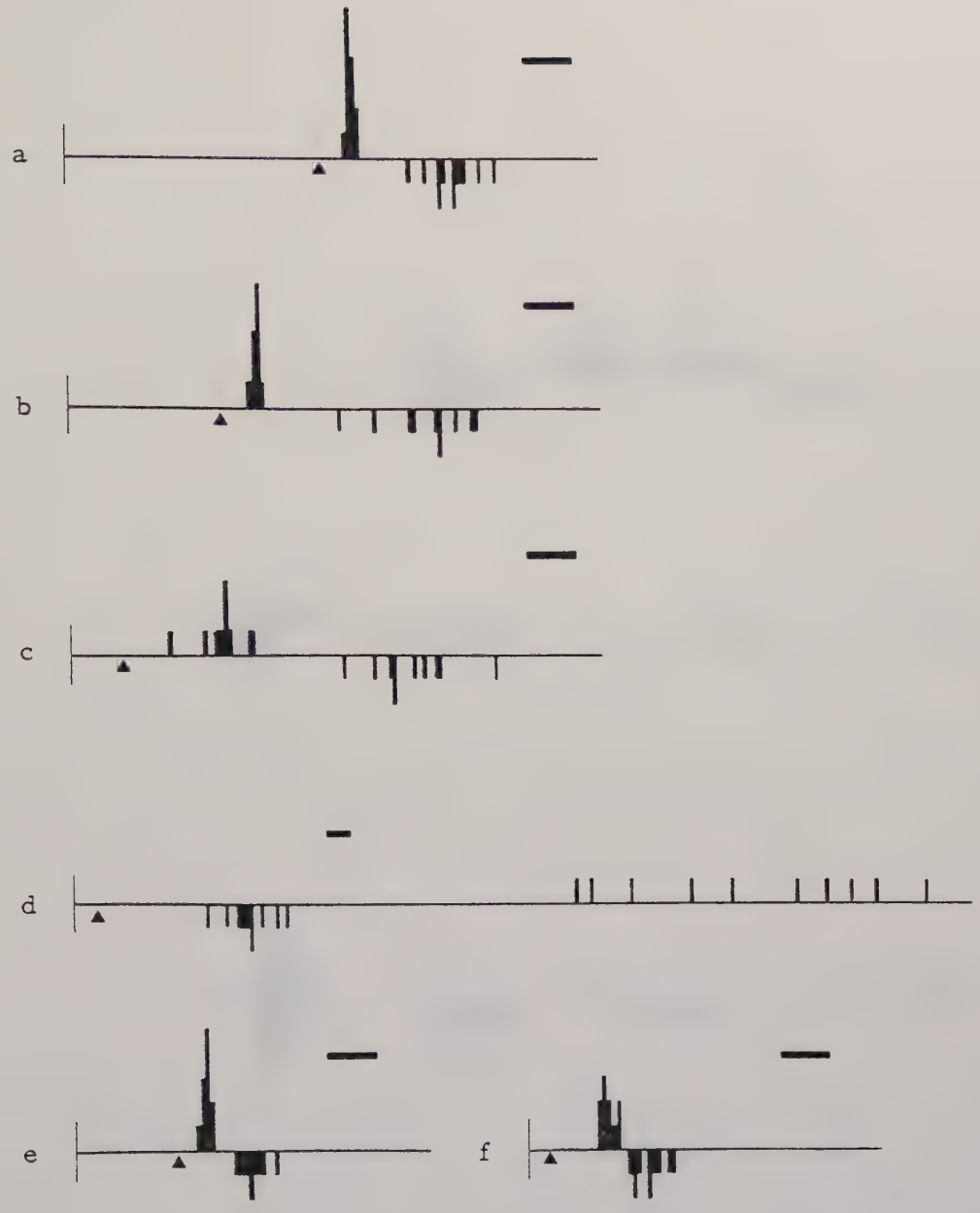


Figure 9 : Réponses de premier ordre à un signal unique.
Post-stimulus histogrammes des latences de réponses et distributions controles (en ordonnées négatives). Ces PsHs sont distribués dans la période endogène et indiquent ainsi l'occurrence du signal de stimulation.
a-c:stimulation au cours de l'activité de repos : a-réponse écho à des stimuli d'occurrence tardive; b-réponse écho à des stimulations d'occurrence moyenne; c-réponse rapide pour des stimulation d'occurrence native.
d-réponse de pause.
e-f:stimulation au cours d'activités soutenues : e-réponse echo au cours de phase de régularisation (au niveau de PIR); f-réponse rapide au cours de bouffées.
Echelles : 20ms. Post-stimulus histogrammes pour dix réponses, obtenus chez G.petersii.

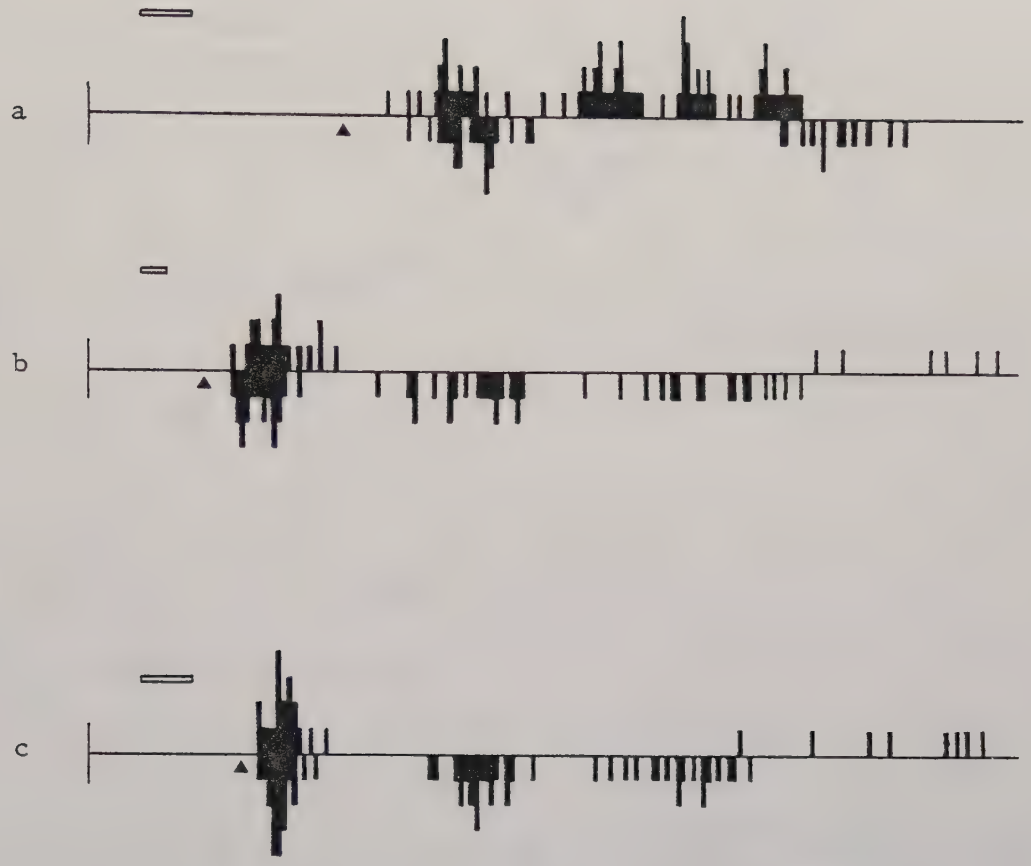
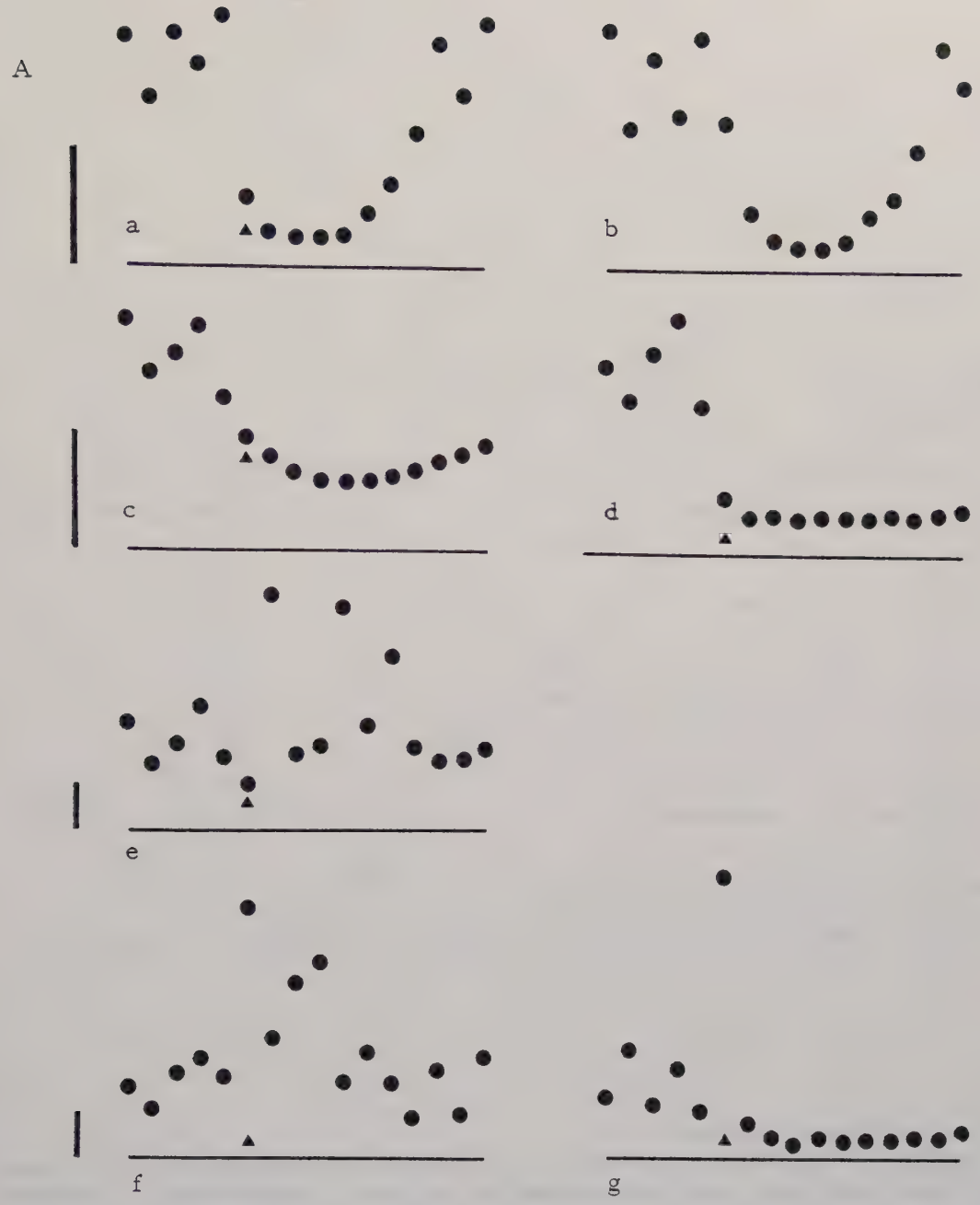


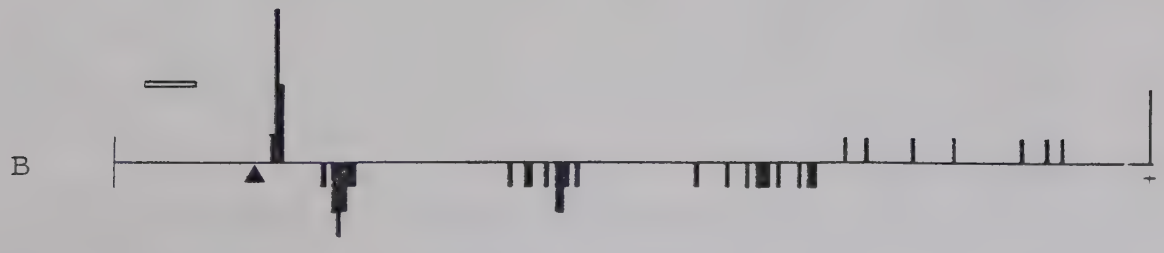
Figure 10 : Réponses de second ordre.
Distribution des intervalles suivant un signal unique (▲).
Les controles sont indiqués en ordonnées négatives
a-o:Stimulations au cours de l'activité de repos. a-réponse rapide différée; b-réponse de pause différée.
c-Stimulations au cours d'une activité de régularisation : réponse de pause différée.
Echelles : 20ms. Distributions de 20 réponses obtenues chez G.petersii.

Figure 11 : Réponse composites.

A-Représentations séquentielles des intervalles (●) et du signal (▲). a-d:Précession en premier ordre. a,b-Apparition d'une bouffée stéréotypée. c-apparition d'une régularisation; e-apparition d'une réponse de pause.
f-h:Suspension en premier ordre. f-alteration sur quelques intervalles; g-apparition d'une régularisation.
Echelles : 100ms.

B-Distributions des intervalles séquentiels après un signal unique (▲). Réponse écho suivi d'une réponse de pause différée. Echelle : 20ms. Distribution de 10 réponses obtenues au cours de périodes courtes chez G.petersii.


A
a
b
c
d
e
f
g


B

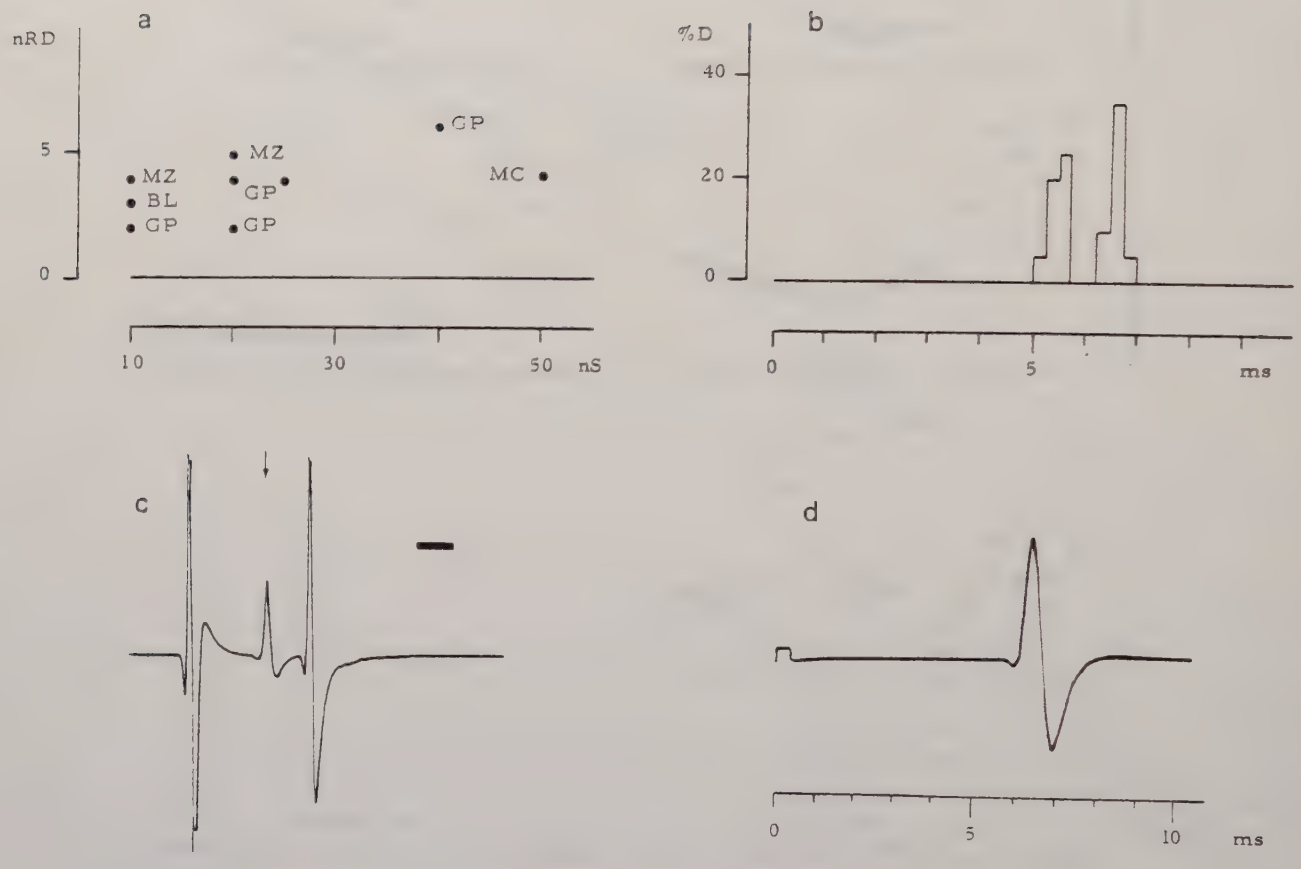


Figure 12 : La Réponse Directe.

a-nombre de RD (nRD) en fonction du nombre de stimulations (nS) dans une série avec des caractéristiques de signaux comparables. Données relatives aux poissons à impulsion longue (BL, B.longicaudatus, MZ, M.zanclirostris) et aux poissons à impulsion brève (GP, G.petersii, MC, M.cyprinoides).

b-Distribution des latences de RD chez G.petersii. (classes de 0.25ms,AS=de 20à30 mV.cm-1)

c-Dédoublement de la décharge provoqué par une baisse brutale de la conductivité du milieu. Une seconde mise à feu s'effectue à la fin d'une période réfractaire affectant probablement les électroplaques. Une premiére dépolarisation reste très partielle (flèche). Dans la seconde impulsion, l'amplitude des différentes phases est plus faible et la synchronisation moins bonne, particulièrement pour la seconde phase négative.

Echelle : 1ms

d-Stimulation spinale 1cm en aval du bulbe sur un poisson opéré. (préparation de P.Enger).

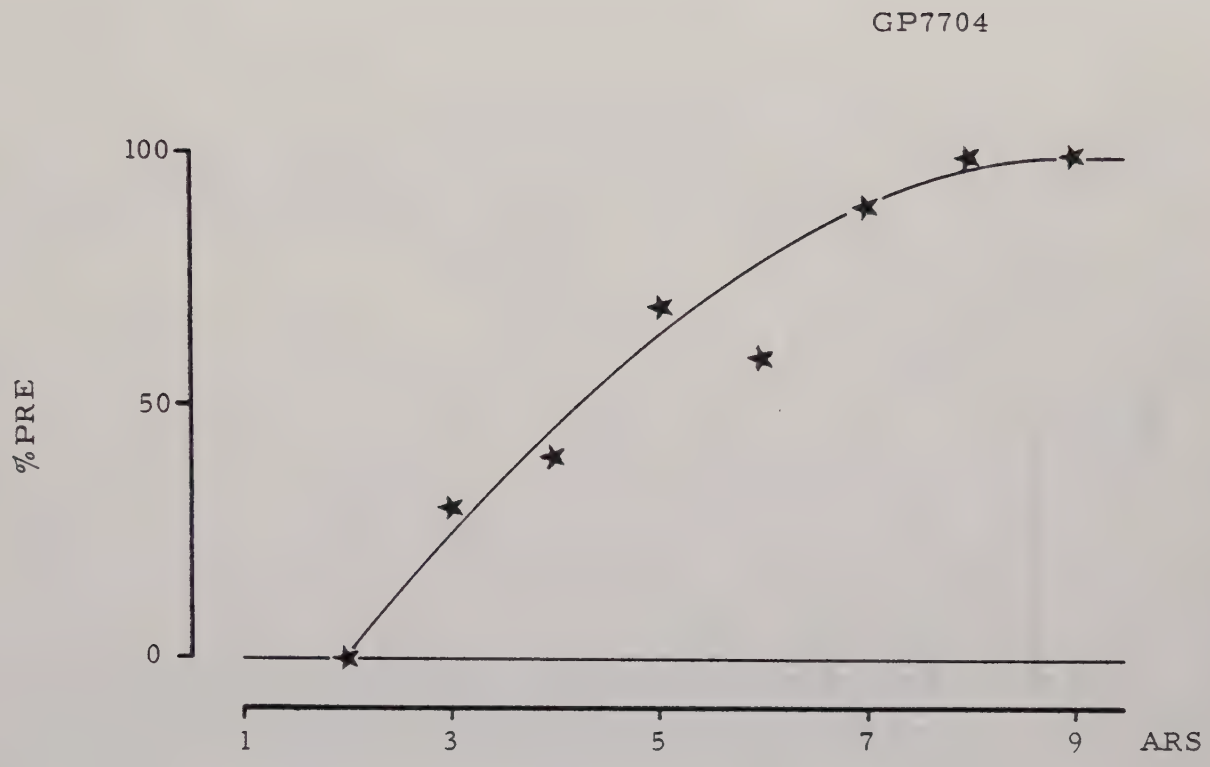


Figure 13 : La Réponse Echo.
Probabilité d'obtention d'une réponse écho (%PRE) en fonction de l'amplitude (ARS) du signal pour une occurrence fixée à 100ms dans la période endogène (périodes longues, mode 140ms). ARS 5 = 2mV.cm-1

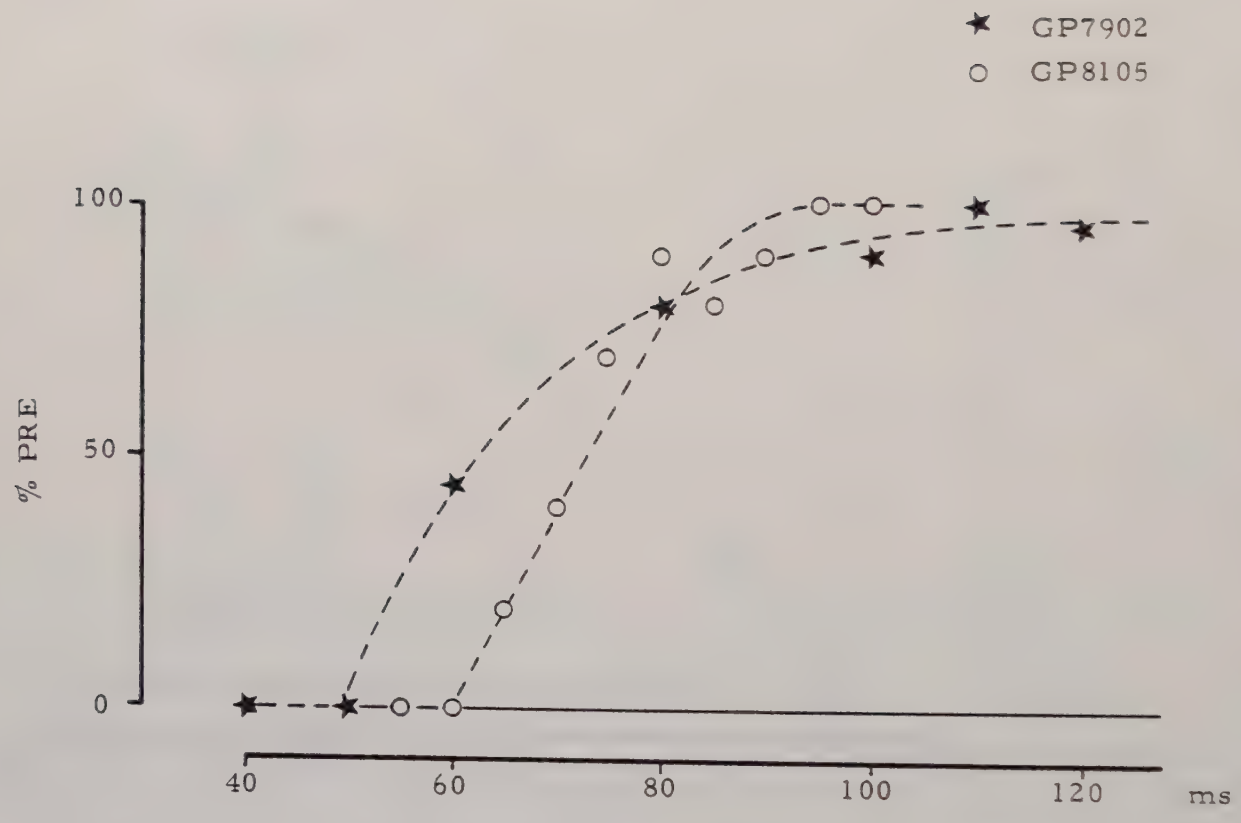


Figure 14 : La réponse écho.
Probabilité d'obtention d'une réponse écho (%PRE) en fonction de l'occurrence dans la période endogène (ms), d'un signal d'amplitude donnée (AS=5mV.cm-1). (Périodes longues, modes 130/180ms).

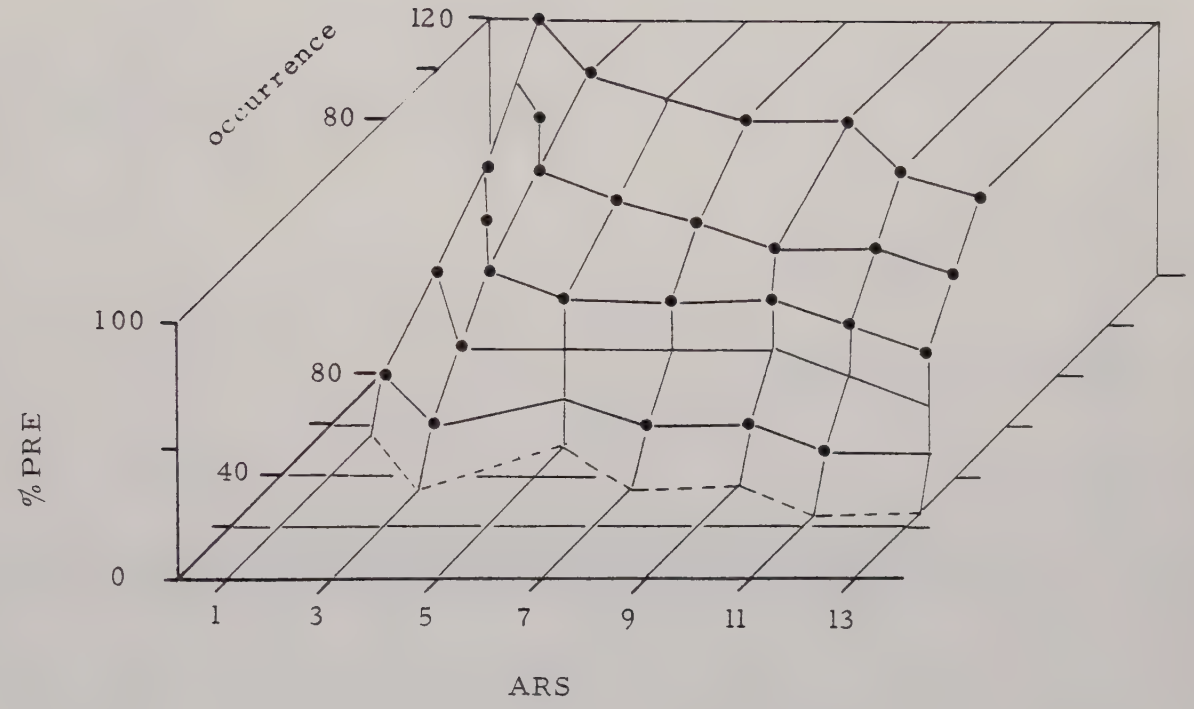


Figure 15 : La réponse écho.
Probabilité d'obtention d'une réponse écho (%PRE) en fonction de l'amplitude (ARS) et de l'occurrence (en ms) du signal. Les courbes d'isoprobabilités sont tracées à partir des valeurs obtenues (o). Lorsqu'aucune valeur différente n'est obtenue sur une génératrice, la courbe inférieure reprend la valeur supérieure. La courbe en tireté ("probabilité nulle") borde le seuil "absolu".

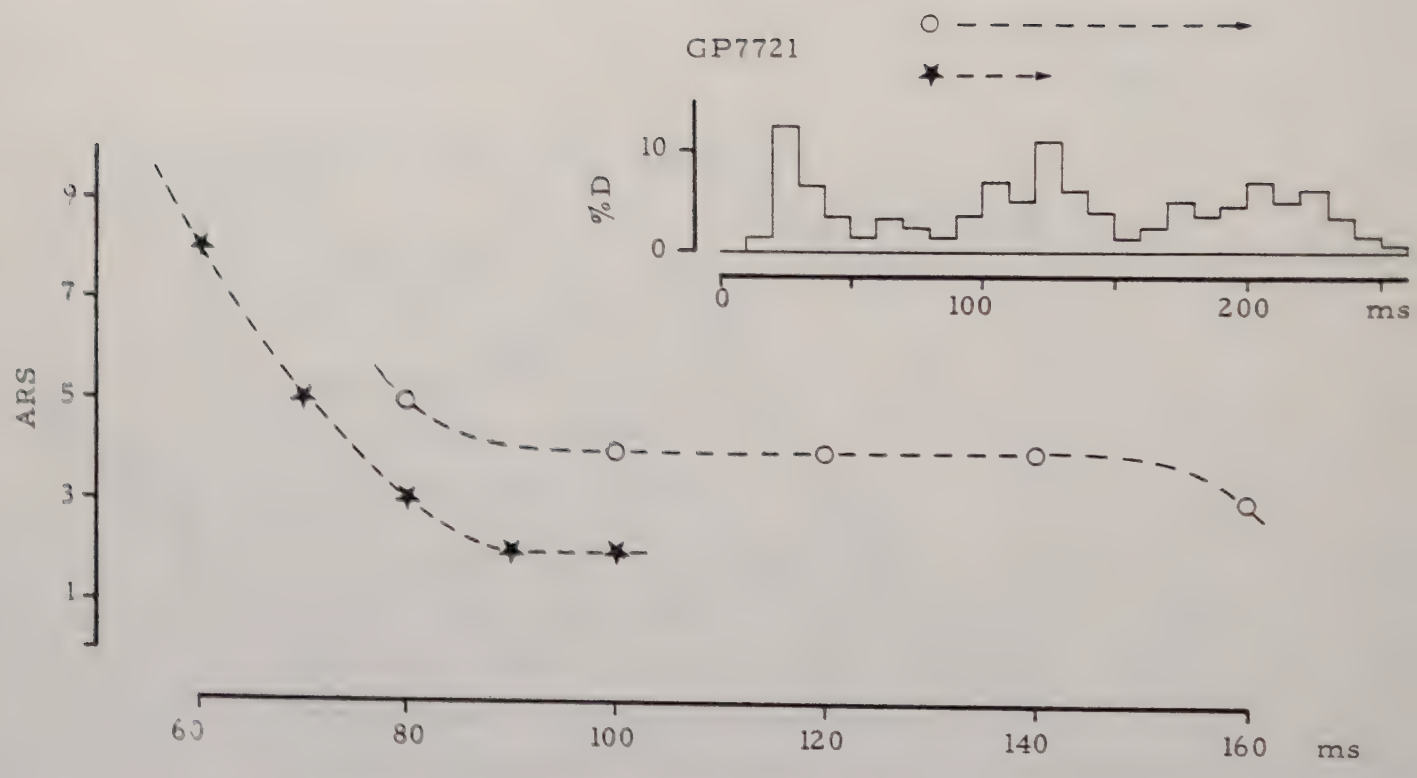


Figure 16 : Seuils de réponse écho (PRE≥0.7) en fonction de l'amplitude du signal (ARS) et de son occurrence (ms) pour deux types de périodes longues. En encart distribution (%D) des périodes endogènes et critères de sélection pour la stimulation (*: mode 130ms, o: mode 210ms). ARS 5 = 10mV.cm-1

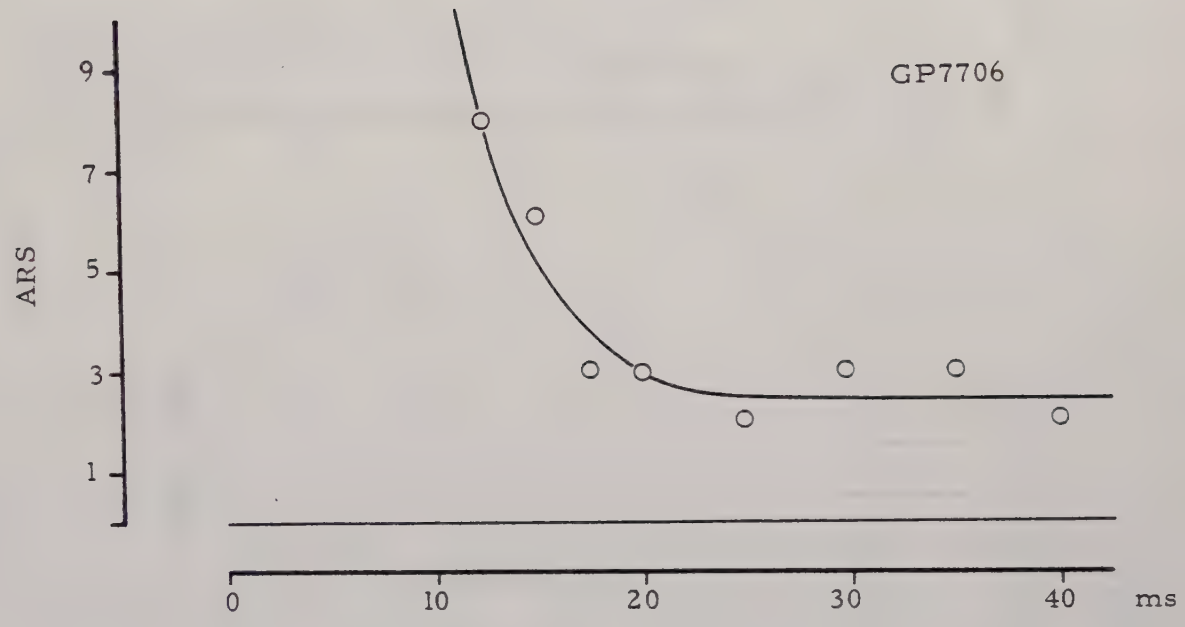


Figure 17 : Seuils de réponse écho (PRE≥0.7) en fonction de l'amplitude du signal (ARS) et de son occurrence (ms) pour des périodes courtes (mode 80ms). ARS 5=15mV.cm-1

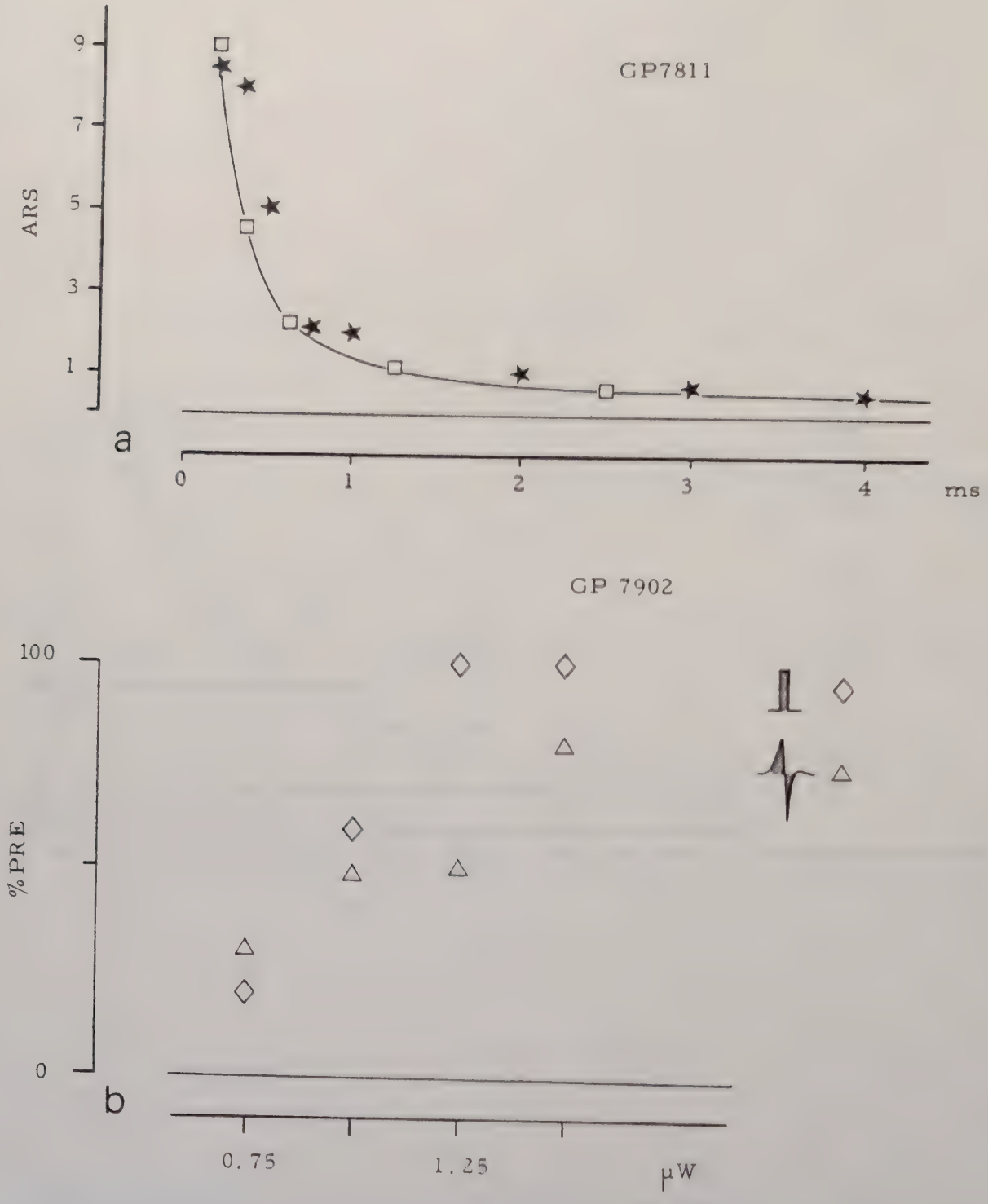


Figure 18 : La réponse écho.

a-Seuils de réponse écho (PRE≥0.7) en fonction de la duré d'un signal carré (ms) pour des périodes longues (mode 110ms)
La courbe (□) correspond à une constance d'énergie du signal (1,5µW/s)
ARS 9=5mV.cm-1

b-Probabilité de réponse écho (%PRE) en fonction de l'énergie (µW/s) d'un signal carré (◇) et d'un simili-signal (△) reproduisant une impulsion spécifique.

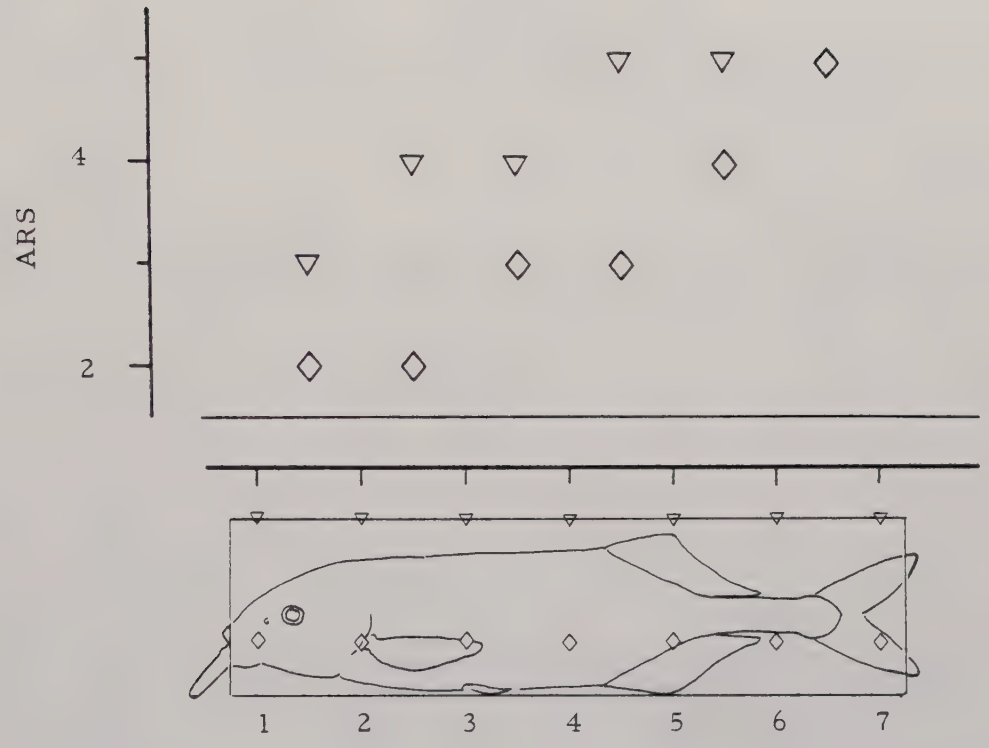
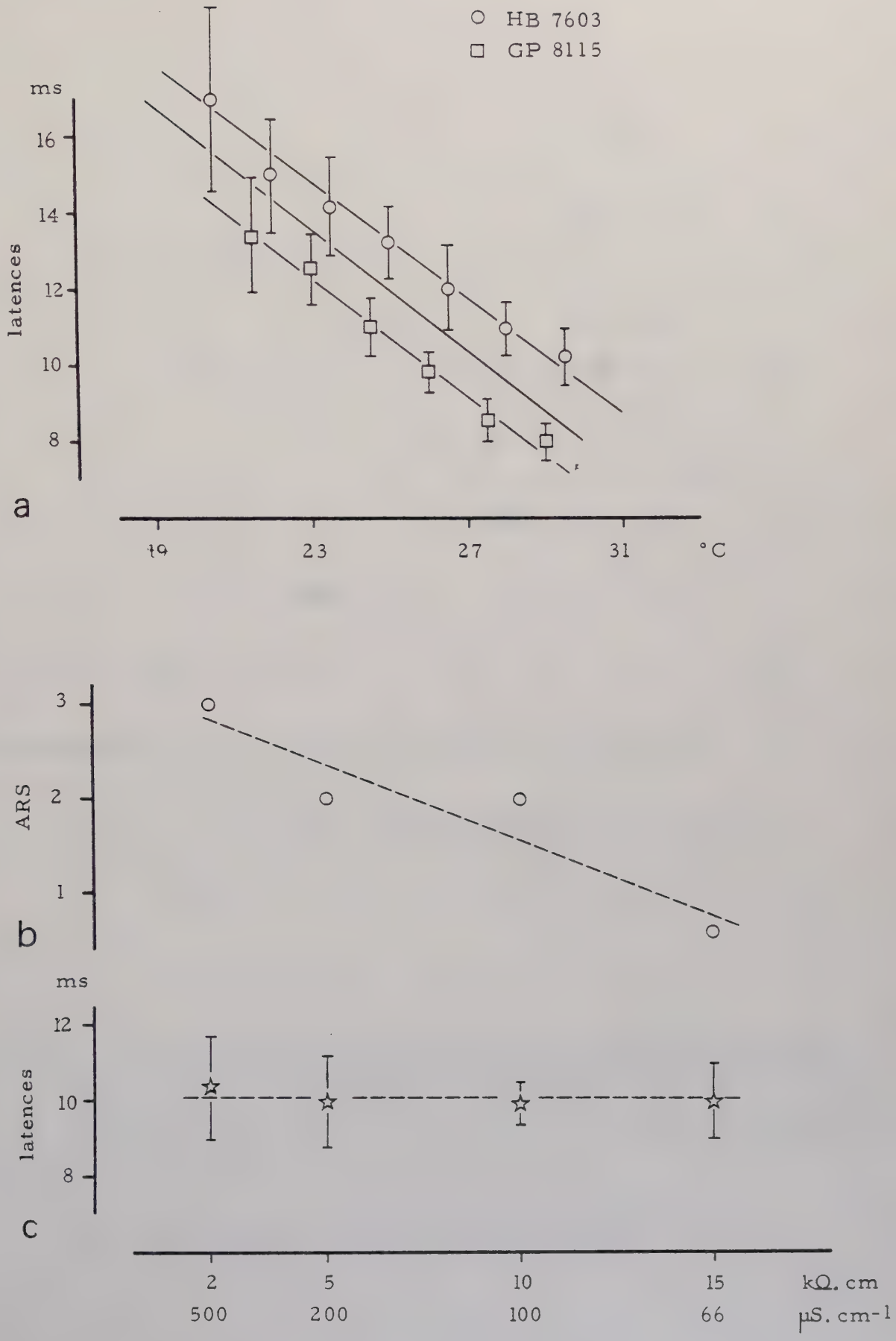


Figure 19 : Seuils de réponse (PRE≥0.7) en fonction de l'amplitude du signal (ARS) et de la position de la stimulation le long du corps d'un G.petersii. L'amplitude est mesurée dans l'axe du tube, approximativement au niveau des électrodes n°3 (ARS 2: 2mV.cm-1). La stimulation est effectuée entre 2 électrodes consécutives, la distance interélectrodes est de 2cm. La stimulation est effectuée latéralement (◇) ou dorsalement (▽).

Figure 20 : Variations des latences de réponse écho en fonction des facteurs physiques du milieu.
a=Diminutions des latences moyennes (et écart-types) de la réponse écho pour des températures croissantes chez deux espèces différentes (G.petersii et H.bebe).
Amplitude supra-liminaires de signaux à occurrence tardive (80ms) dans des périodes longues (mode 120ms). La droite entre les deux traçes représente un Q10=2.
b=Diminution des seuils de réponse écho (PRE>0.8) en fonction la diminution de conductivité du milieu (en kΩ.cm et uS.cm-1). ARS 1=10mV.cm-1; Température constante =26°C.
c=Constance des latences moyennes (et écarts-types) (ms) des réponses échos malgré la variation de conductivité.


HB 7603
GP 8115
ms
16
14
12
10
8
latences
a
19
23
27
31
°C
3
2
1
ARS
b
ms
12
10
8
latences
c
2
5
10
15
kΩ. cm
500
200
100
66
µS. cm-1

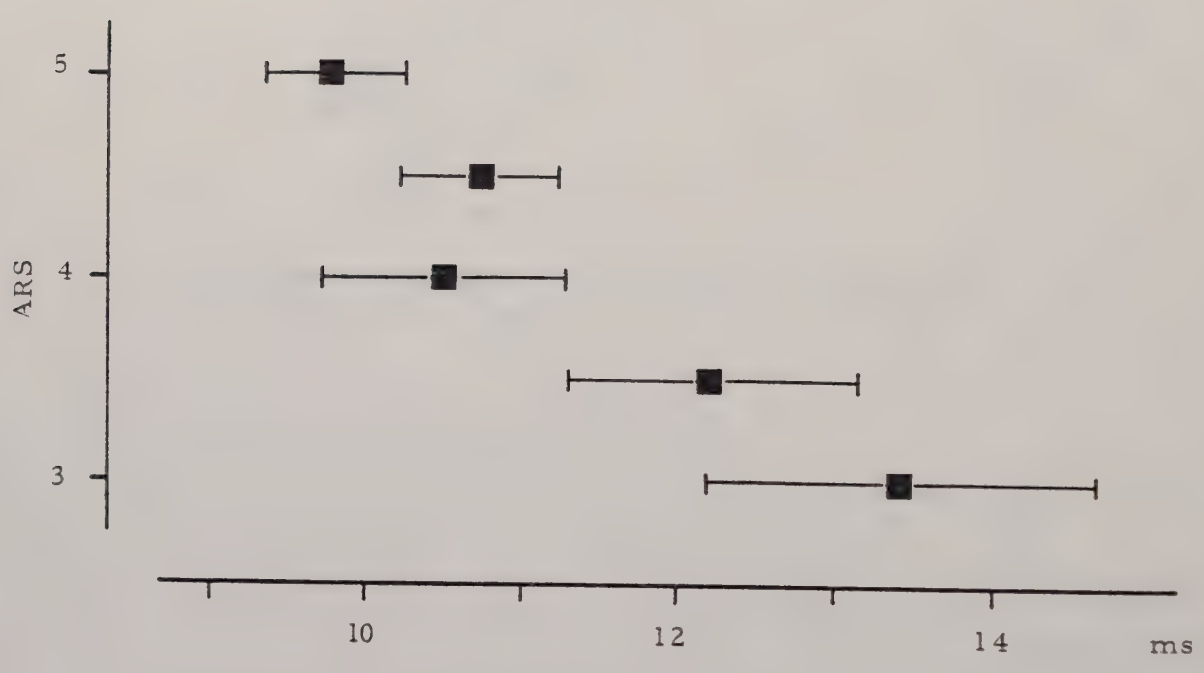


Figure 21 : Variation et variabilité de la latence de RE (ms) en fonction de l'amplitude du signal (ARS). ARS 3: 2mV.cm-1.

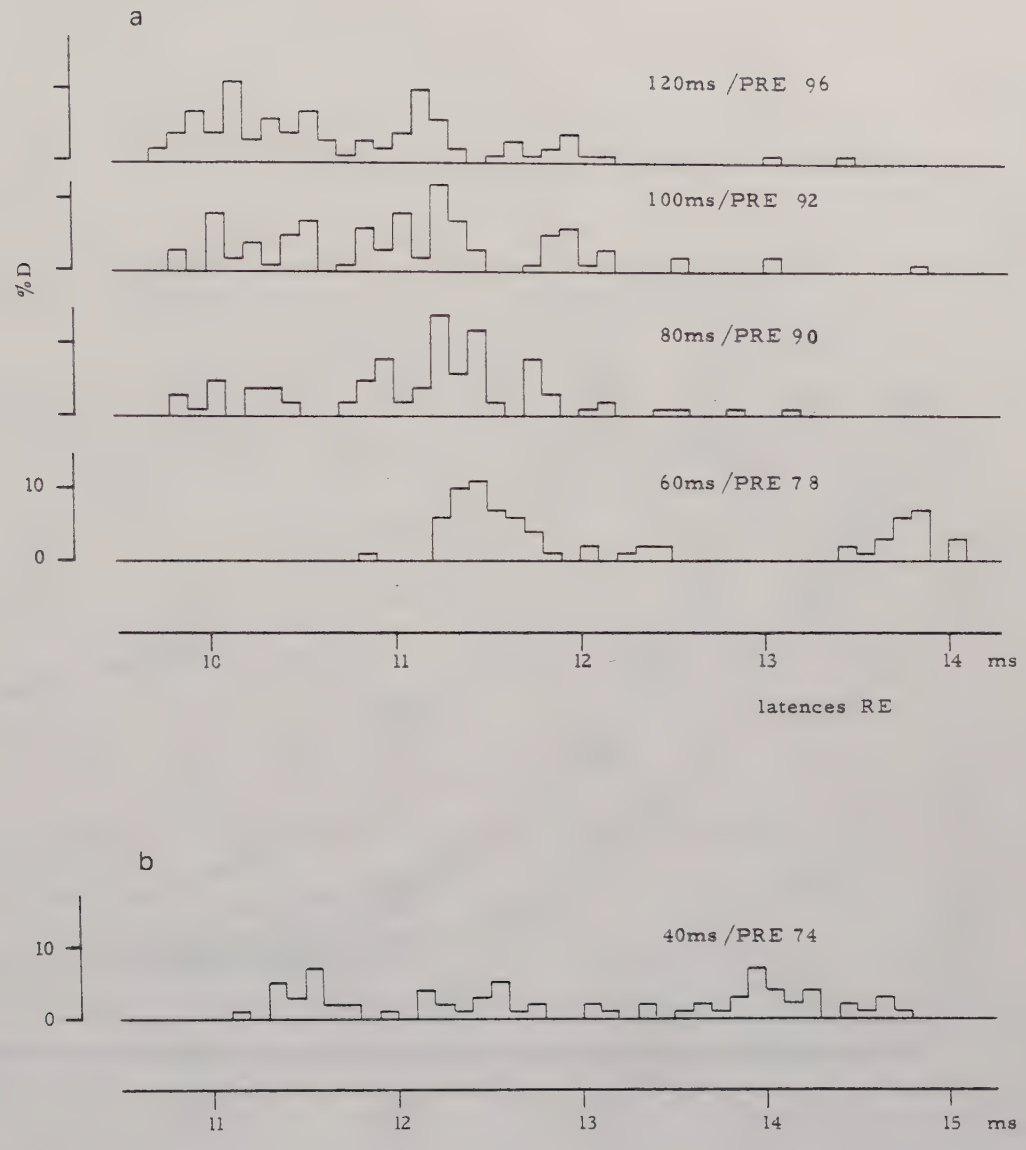


Figure 22 : Distributions des latences de RE pour différentes occurrences du signal avec la probabilité correspondante (en encart). Chaque distribution (PSH) correspond à50 stimulations avec une amplitude constante de 7mV.cm-1 (a) et 12mV.cm-1 (b). Résolution temporelle (largeur des classes :0.1ms), température 26°C.

a=Stimulations dans une période longue (mode 140ms)
b=Stimulations dans une période courte (mode 80ms).

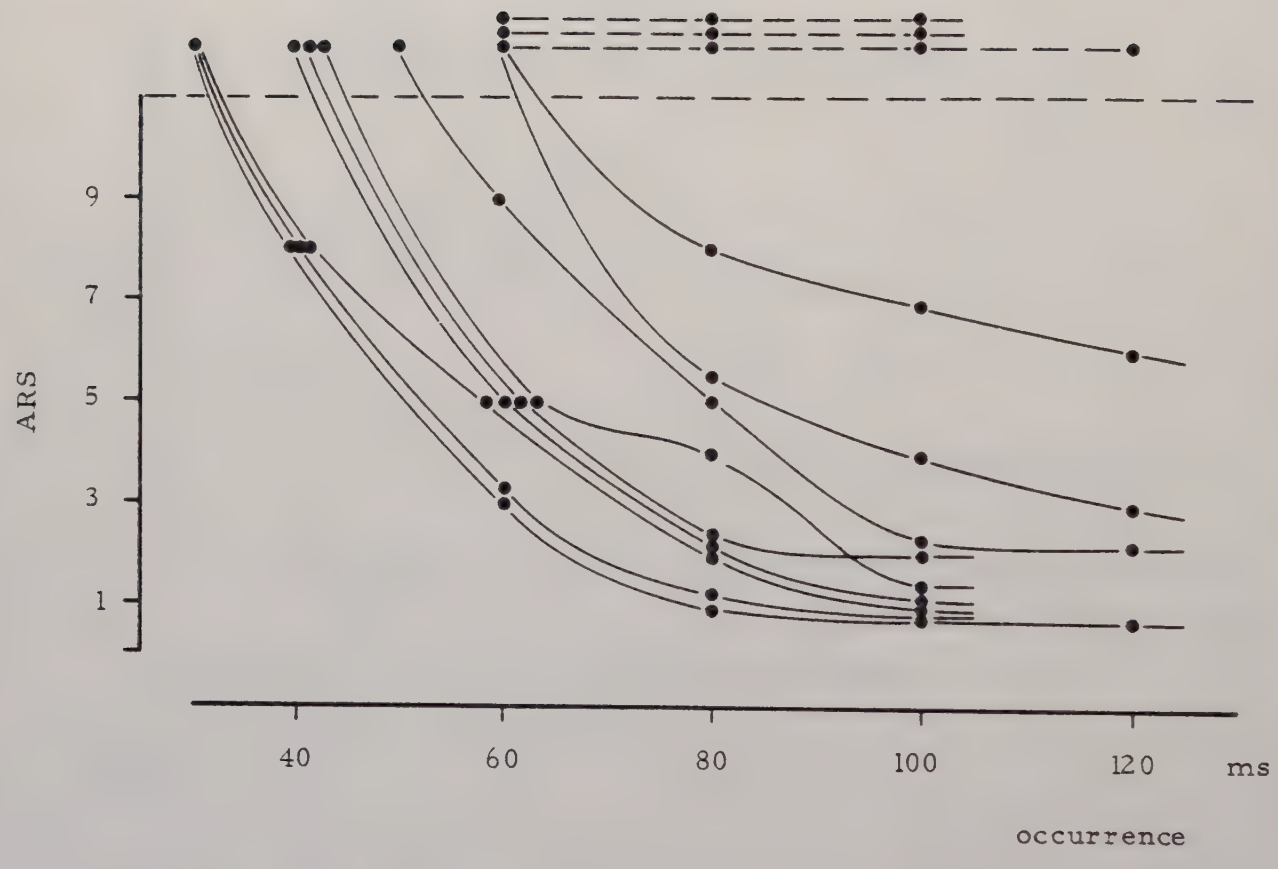


Figure 23 : Seuils de réponse (PRE≥0.7) en fonction de l'amplitude du signal (ARS) et de l'occurrence (ms) d'un signal dans des périodes longues. Variabilité intraspécifique dans un lot homogène de 12 individus juvéniles de l'espéce G.petersii (SL 97/112mm). Périodes longues (modes 100à180ms), ARS 1: 2mV.cm-1.

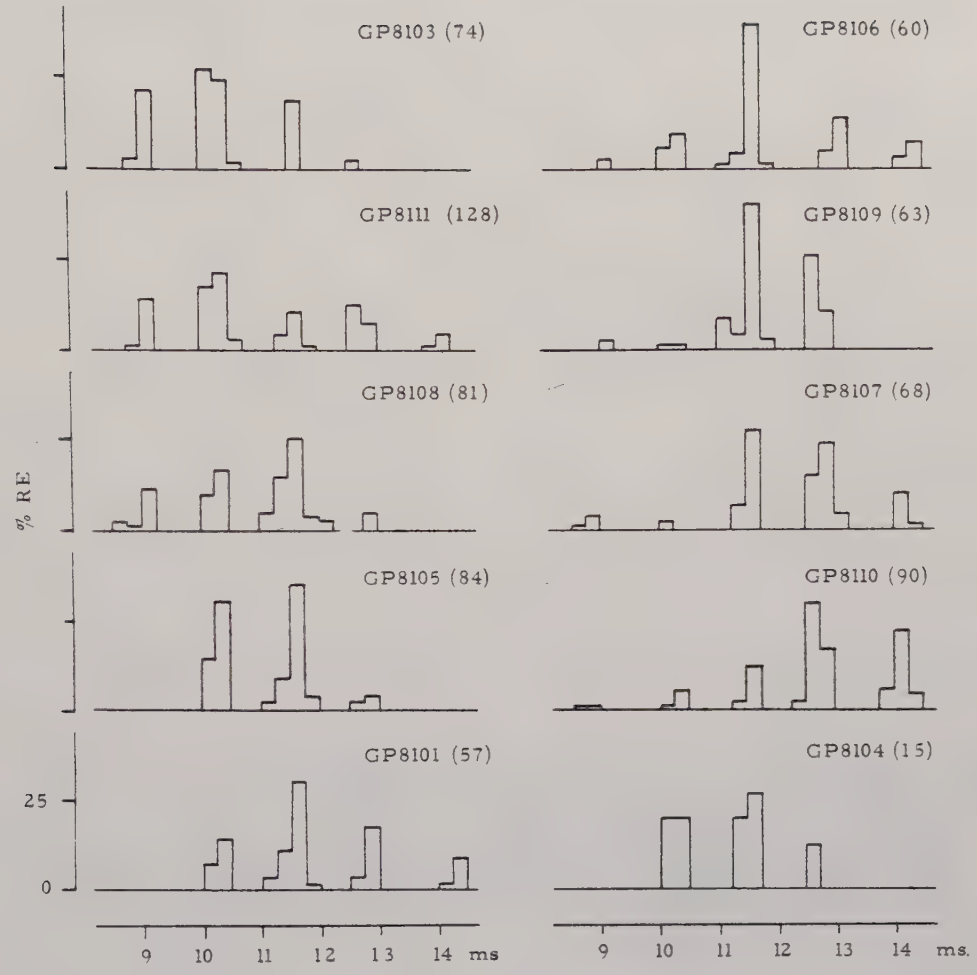


Figure 24 : Latences de RE. Distributions intraspécifiques dans un lot homogène.
L'ensemble des réponses, nombre entre parenthèse, de chaque individu du lot est rassemolé, sans tenir compte des carctéristiques du signal. Chaque individu a néanmoins subi un protocole de stimulations comparable. Les données correspondent à celles de la figure précédente.

Figure 25 : Latences de RE. Variation interspécifique.
Distributions pour chaque espèce (en abrégé, cf.liste faunistique) des latences de n réponses (entre parenthèses).
Toutes les espèces présentent un mode prépondérant entre 10 et 12ms sauf C.tamandua (Ct).

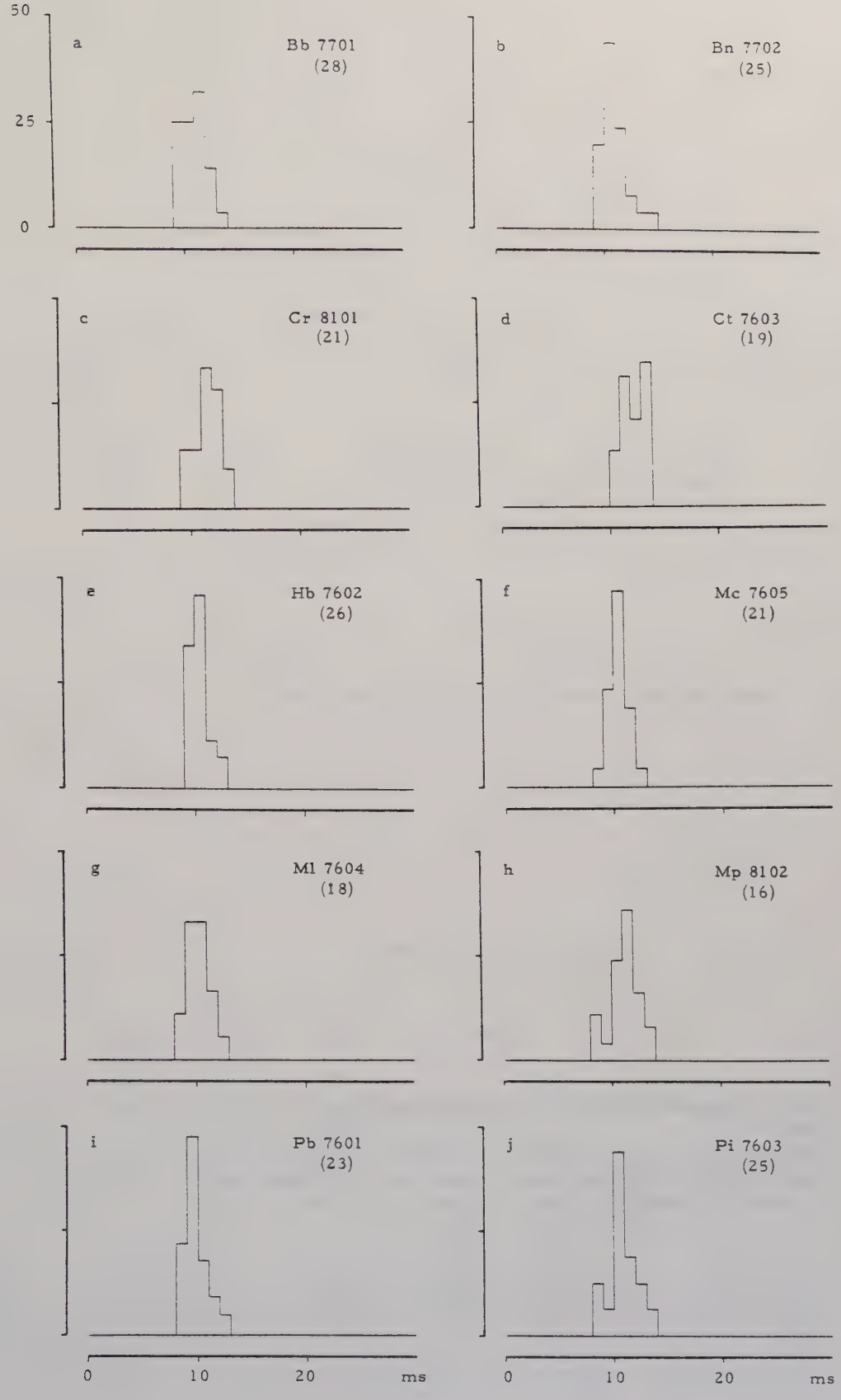
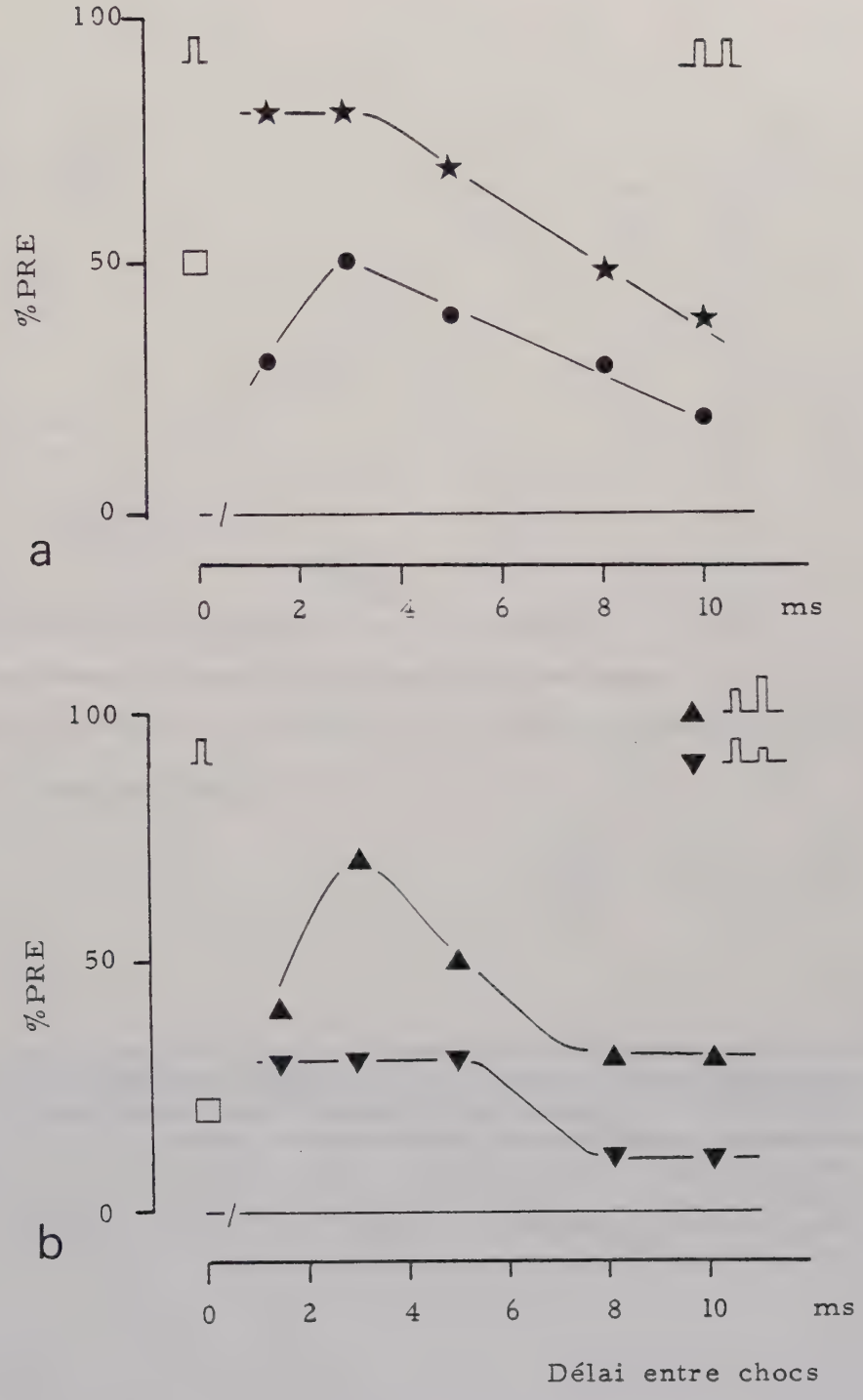

50
25
0
a
Bb 7701
(28)
b
Bn 7702
(25)
c
Cr 8101
(21)
d
Ct 7603
(19)
e
Hb 7602
(26)
f
Mc 7605
(21)
g
Ml 7604
(18)
h
Mp 8102
(16)
i
Pb 7601
(23)
j
Pi 7603
(25)
0
10
20
ms
0
10
20
ms

Figure 26 : Probabilité de RE en fonction des caractéristiques d'un signal doublé.
a=Probabilité de réponse (%PRE) en fonction de l'intervalle séparant deux signaux d'amplitude constante (AS = 2mV.cm-1).
(*)=RE au premier signal, (●)=RE au second.

b=Probabilité de réponse (%PRE) en fonction de l'intervalle séparant deux signaux d'amplitude croissante (▲) ou décroissante (▼). Amplitude du premier signal = 1mV.cm-1; la variation d'amplitude est de 50%.
Pour les valeurs nulles sont représentés les probabilités pour un signal unique d'amplitude correspondant à celle du premier des signaux doubles.


100
50
0
%PRE
a
0
2
4
6
8
10
ms
100
50
0
%PRE
b
0
2
4
6
8
10
ms
Délai entre chocs

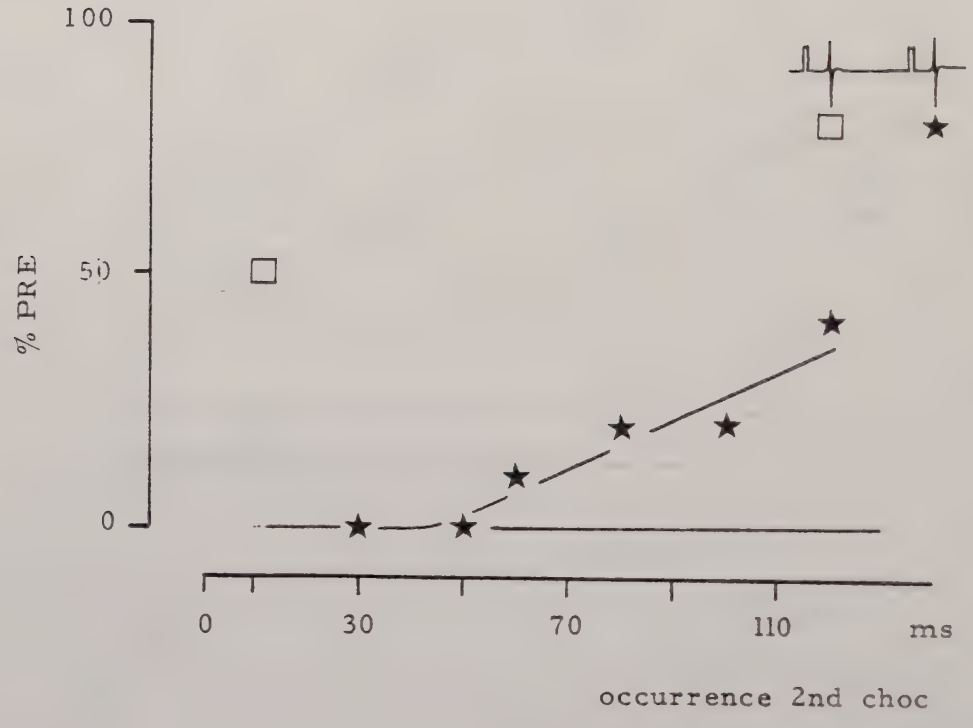


Figure 27 : Probabilité d'apparition de deux RE consécutives.
Deux stimulations consécutives et d'amplitude constante sont données. La première provoque une réponse écho. avec une PRE de 0.5 (□) La probabilité (%PRE) d'une réponse écho au second signal (*) est exprimée en fonction de l'occurrence du signal dans la période débutant avec la premiére RE.
AS : 1mV.cm-1; premiére RE obtenue avec une occurrence de 100ms dans une prériode longue (mode 140ms).

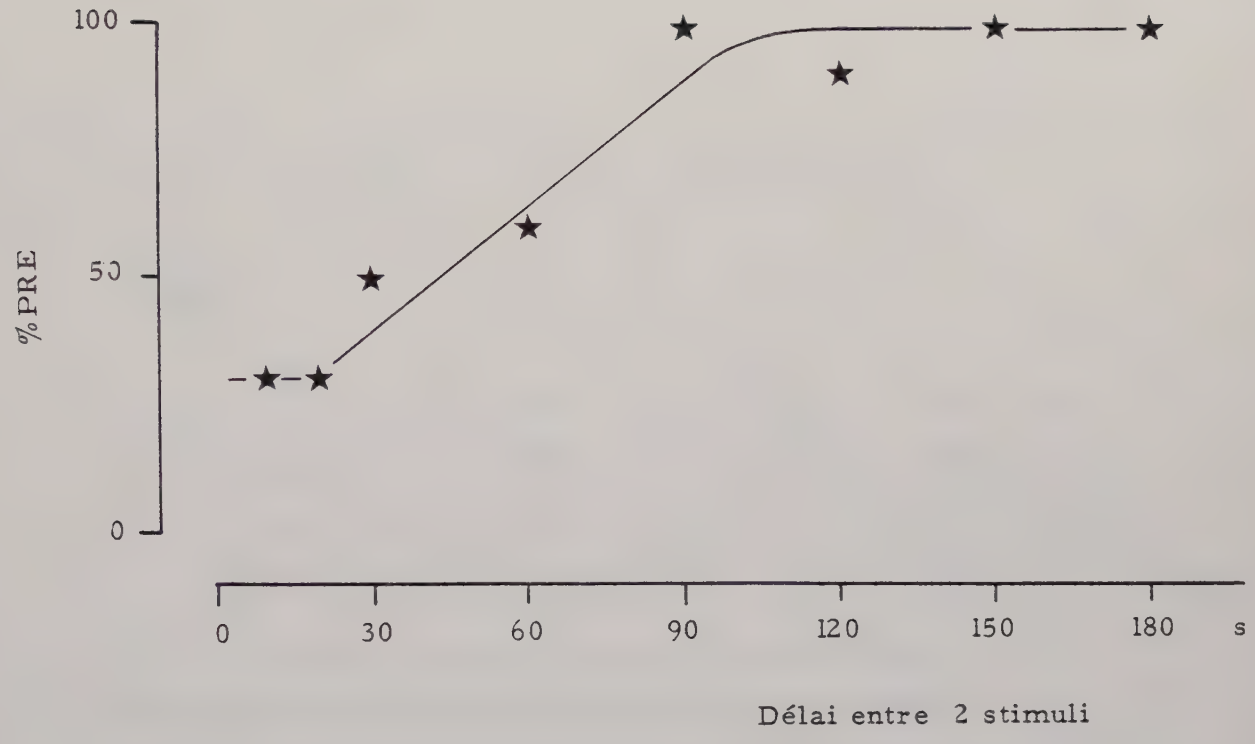


Figure 28 : Probabilité de RE pour un nombre donné de signaux.
Probabilité de réponse (%PRE) en fonction du temps minimum séparant les stimulations (s) dans des séries de 10 stimulations.
AS : 5mV.cm-1, occurrence 80ms dans une période longue (mode 120ms).

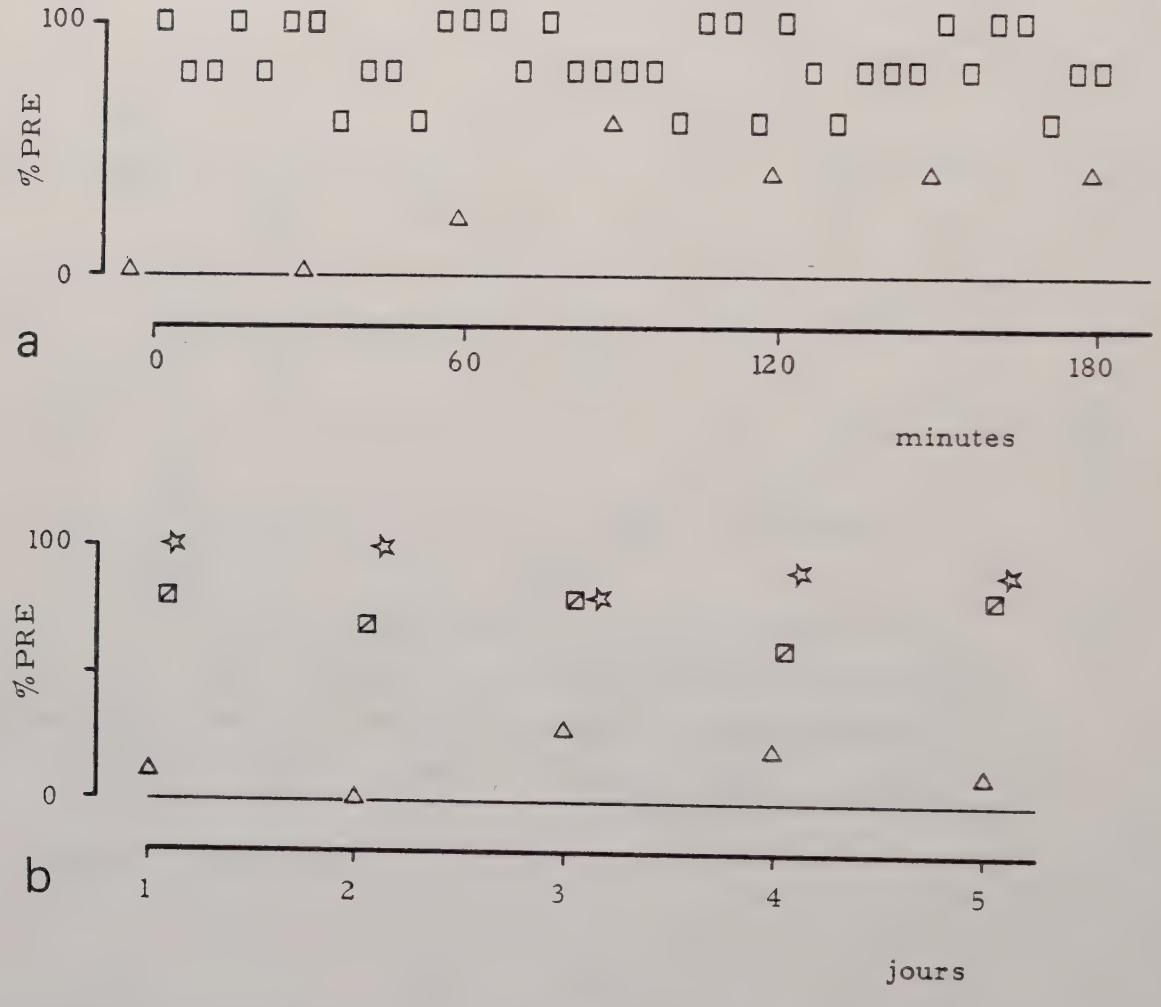


Figure 29 : Evolution temporelle de la réponse écho.
a=Evolution à court terme pour des séries contigues de stimulations PRE (□) pour 5 stimulations supraliminaires effectuées toutes les 5 minutes. AS : 5mV.cm-1
PRE (△) pour 5 stimulations à l'origine infraliminaires effectuées toutes les 30 minutes. AS : 1mV.cm-1.
b=Evolution à long terme des PRE journaliéres pour 3 tests consécutifs de 10 stimulations avec des amplitudes relatives (ARS 3,△;5,⊠;7☆).
ARS 3 : 1.5mV.cm-1.

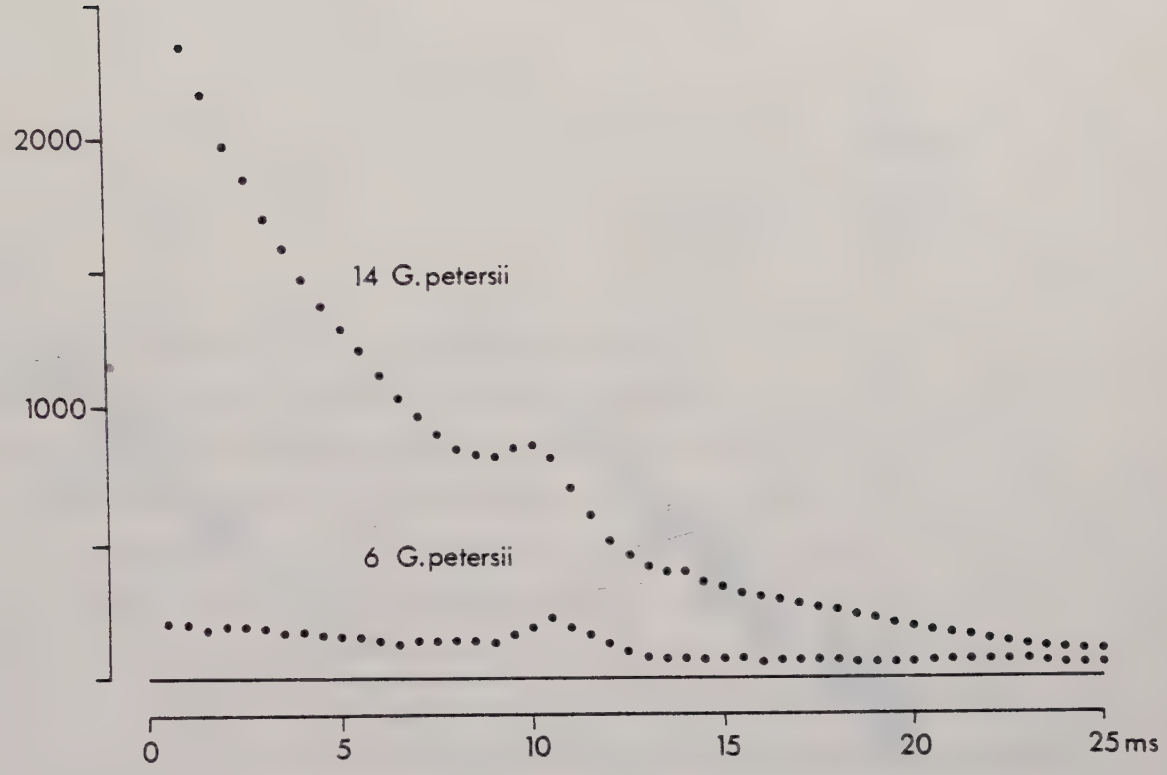


Figure 30 : Présence de la réponse écho dans un groupe de G.petersii.
HII des intervalles entre les décharges des différents membres de deux groupes de poissons ne présentant comme comportements caractérisés que des phases d'affrontements individuels de hiérarchie.
La quantité de réponses est inversement proportionnelle au nombre d'individus constituant le groupe : l'effectif de la classe de 11ms dans le groupe de 6 poissons est double de l'effectif attendu; de 25% supérieur dans le groupe de 14 poissons. Noter le glissement du mode entre les deux groupes.

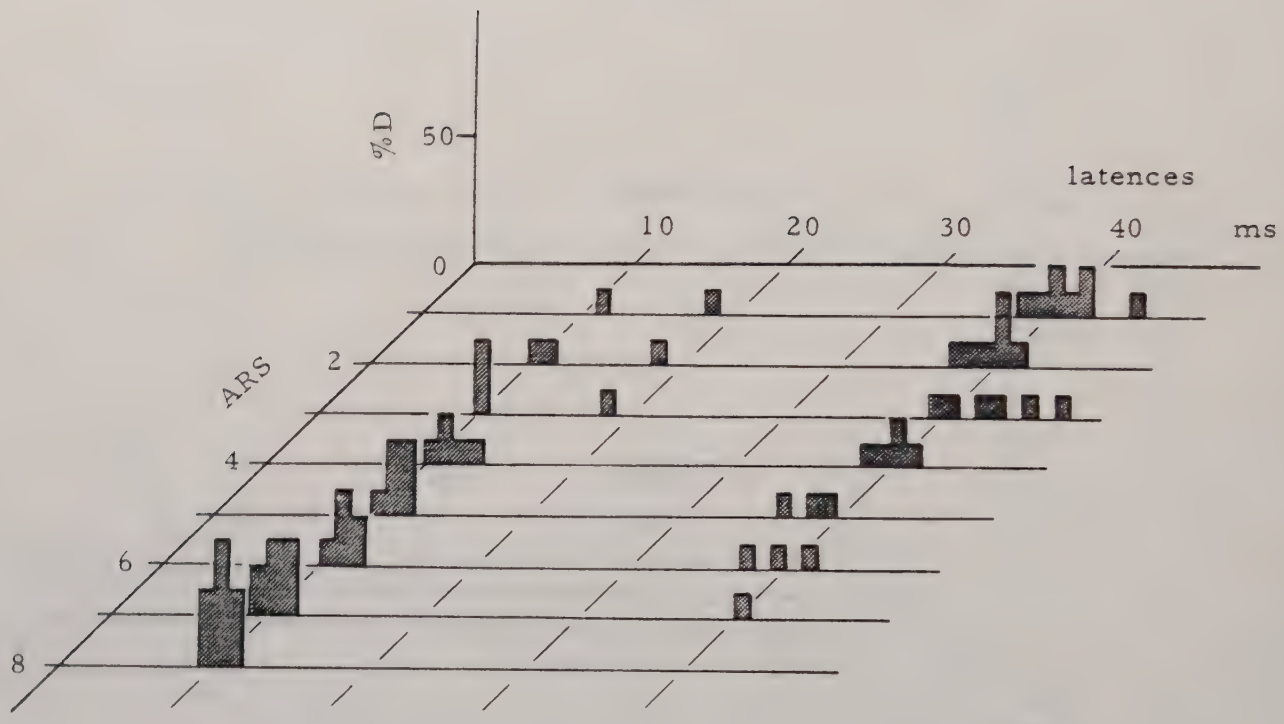


Figure 31 : Les Réponses Rapides et la Réponse Echo : Conditions de transition entre les deux types de réponses.

Distribution (%D) des latences (ms) de réponse en fonction de l'amplitude du signal (ARS).
ARS 5 : 4mV.cm-1. Chaque PSH est établi sur dix réponses chez G.petersii.

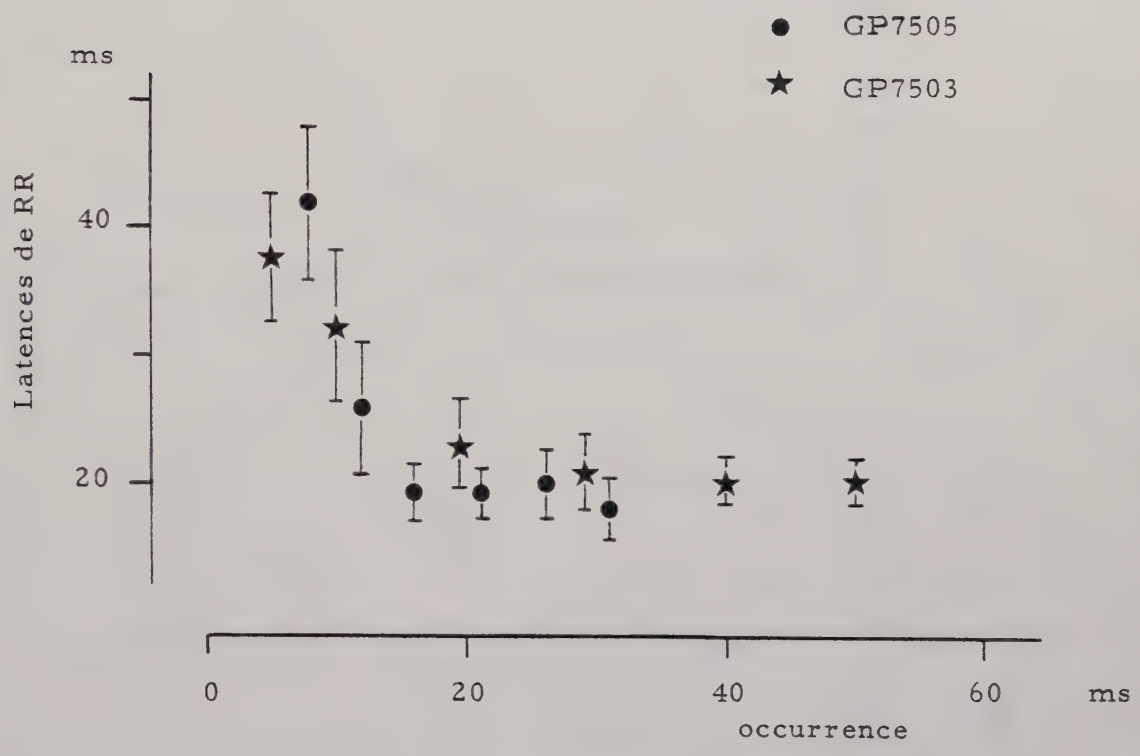


Figure 32 : La Réponse Rapide de type B.

Latences moyennes de RR de type B et variabilité de la réponse en fonction de l'occurrence (ms) du signal dans une période endogène longue (modes 130 et 160ms). Les PIB des deux individus différent de 2ms.
AS : 0.1mV.cm-1(o); 0.06mV.cm-1(*)

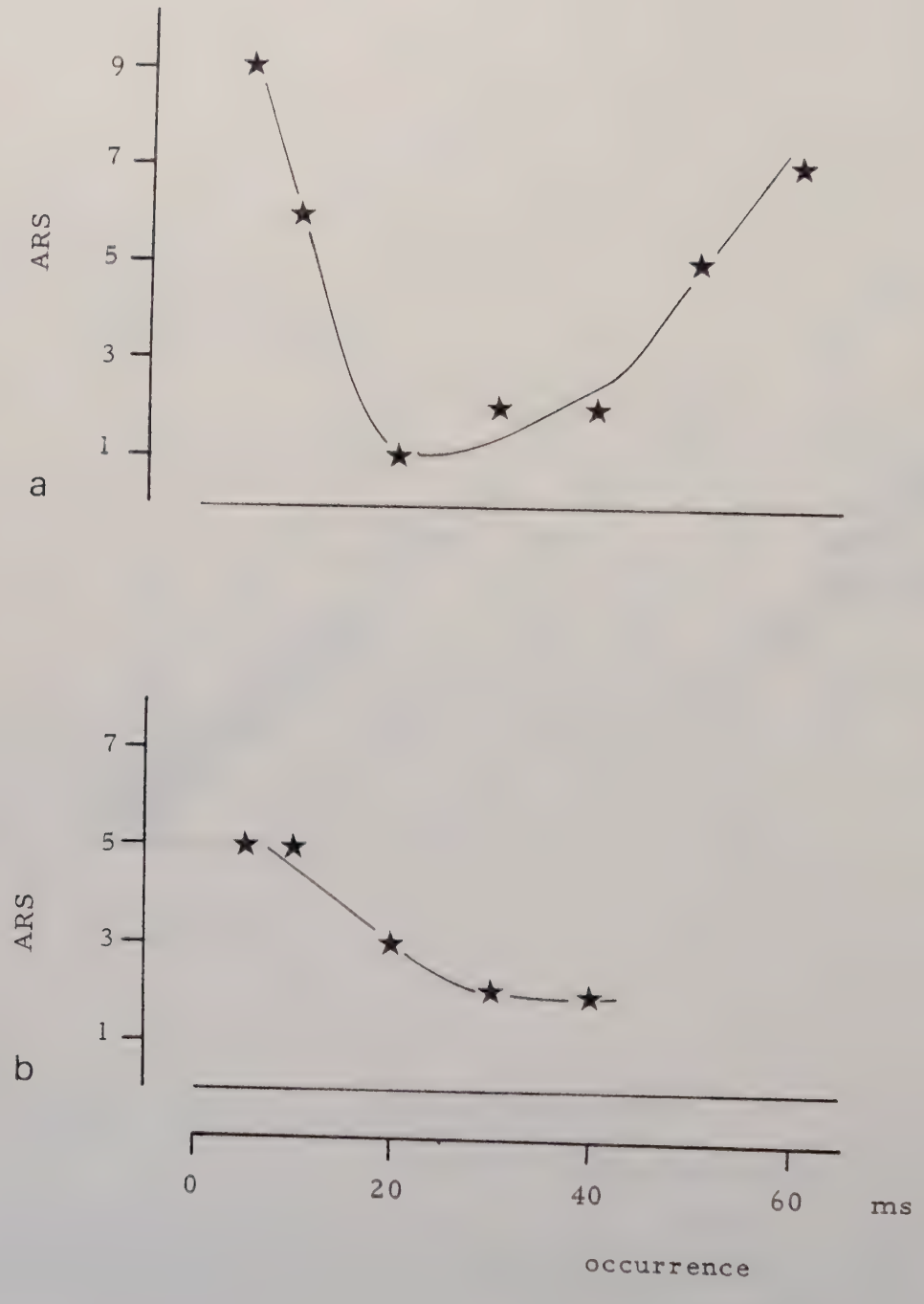


Figure 33 : Seuils de réponse (PRR≥0.7) en fonction de l'occurrence (ms) et de l'amplitude relative du signal.
a=stimulation dans une période longue (mode 120ms)
b=stimulation dans une période courte (mode 80ms)
ARS 1 : 1mV.cm-1.

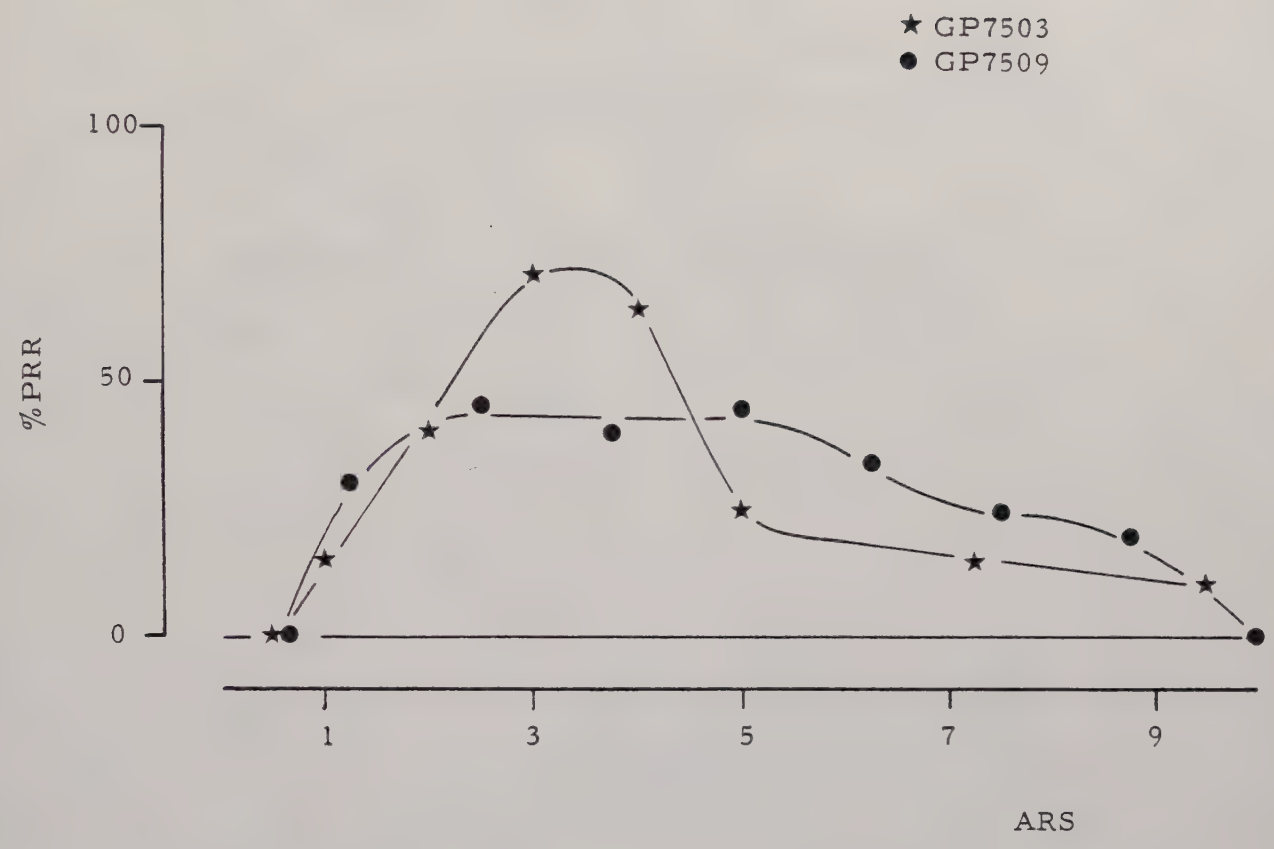


Figure 34 : La Réponse Rapide (B) : Probabilité de réponse (%PRR) en fonction de relative (ARS) l'amplitude du signal.
ARS 3 : 0.12mV.cm-1

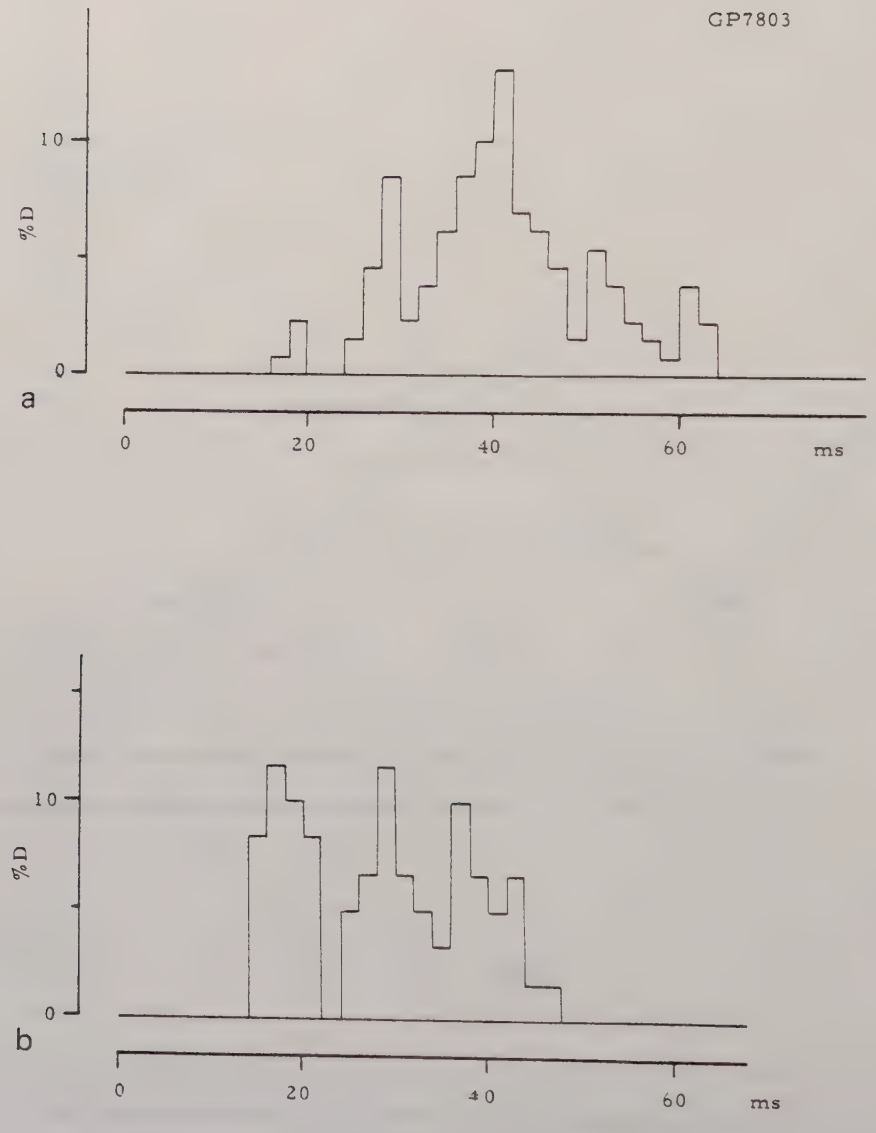


Figure 35 : La Réponse Rapide (H) : Distribution des latences et Période endogène.

a=Stimulation avec une occurrence de 40ms dans une période longue (mode 140ms).
b=Stimulation avec une occurrence de 20ms dans une période courte (mode 80ms).
AS : 2mV.cm-1

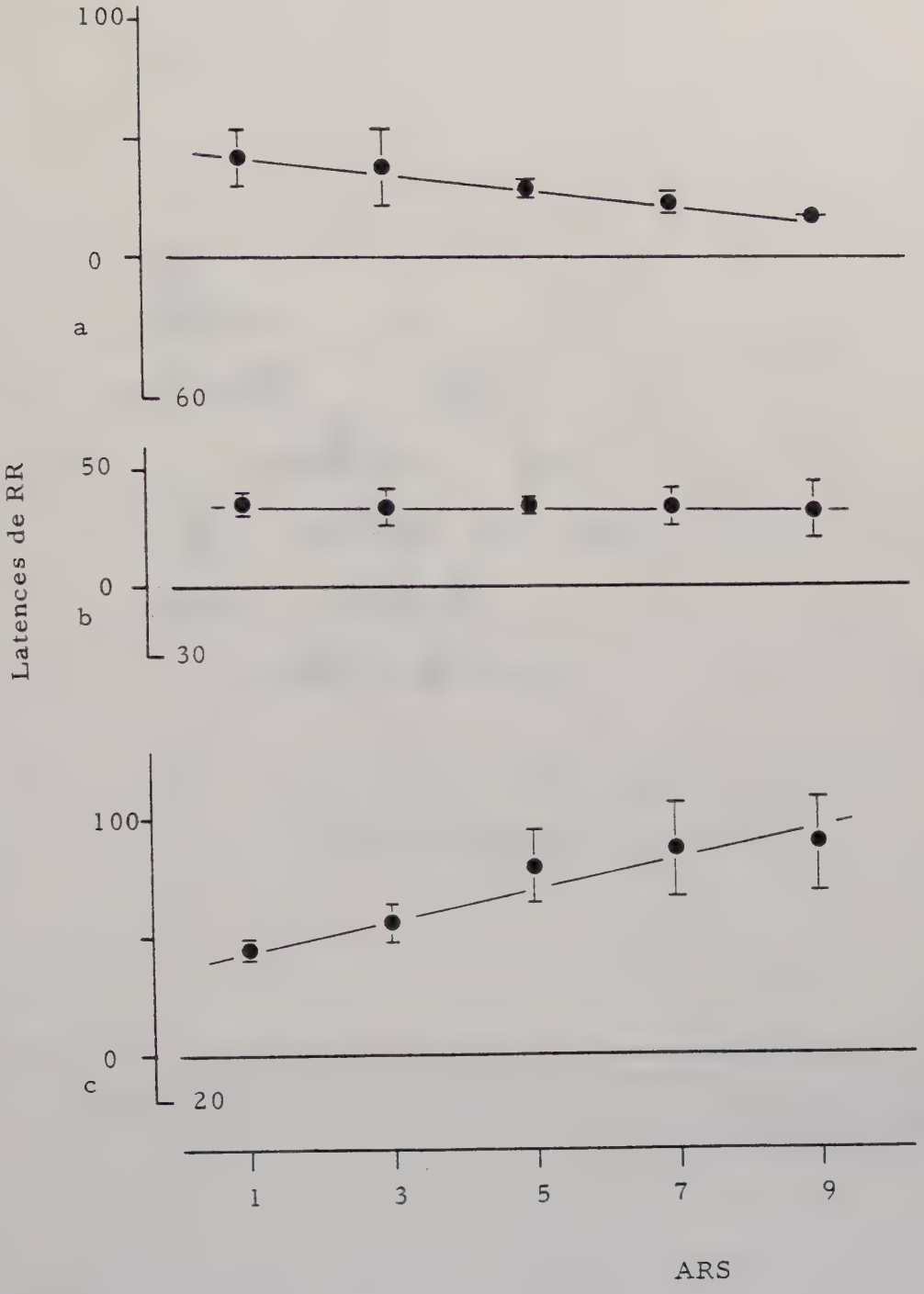


Figure 36 : La Réponse Rapide (H) : Latences moyennes et variabilité en fonction de l'amplitude relative (ARS) et de l'occurrence du signal (nb. en ordonnée négative).
Stimulations au cours de périodes longues (mode 140ms).
ARS 5 : 5mV.cm-1

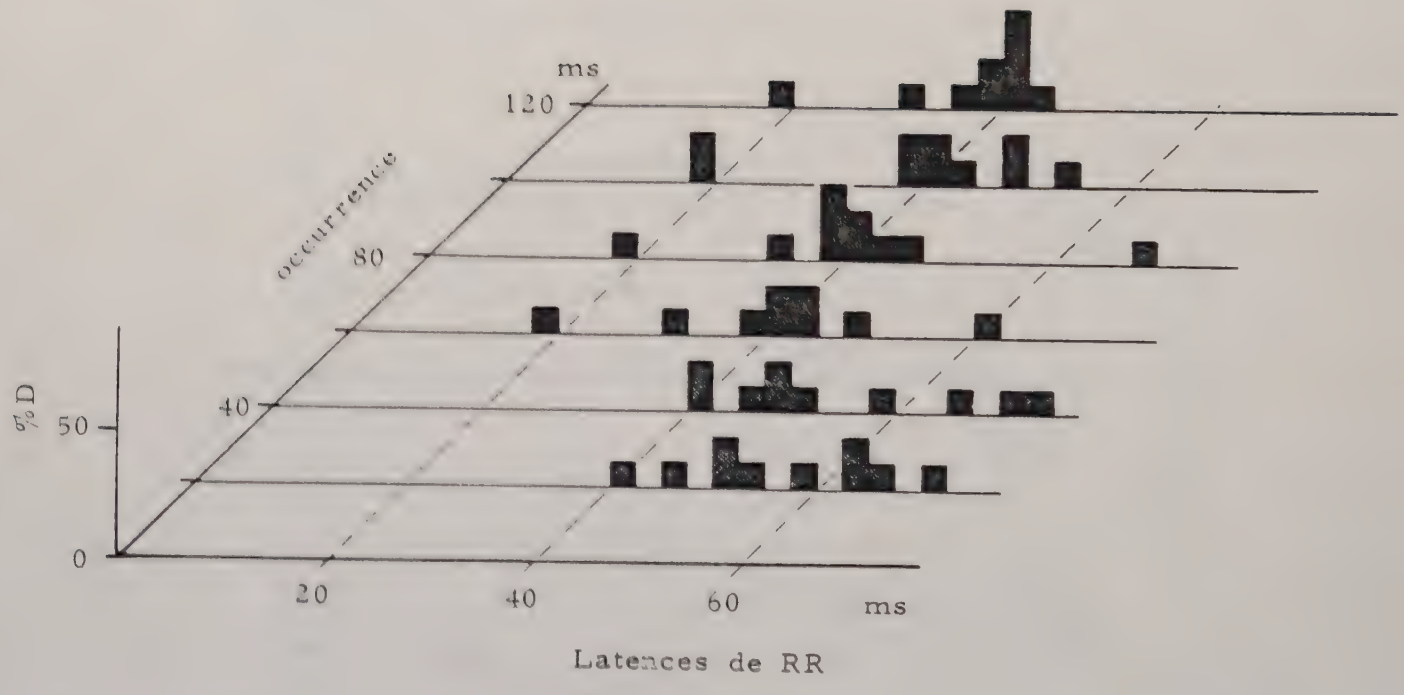
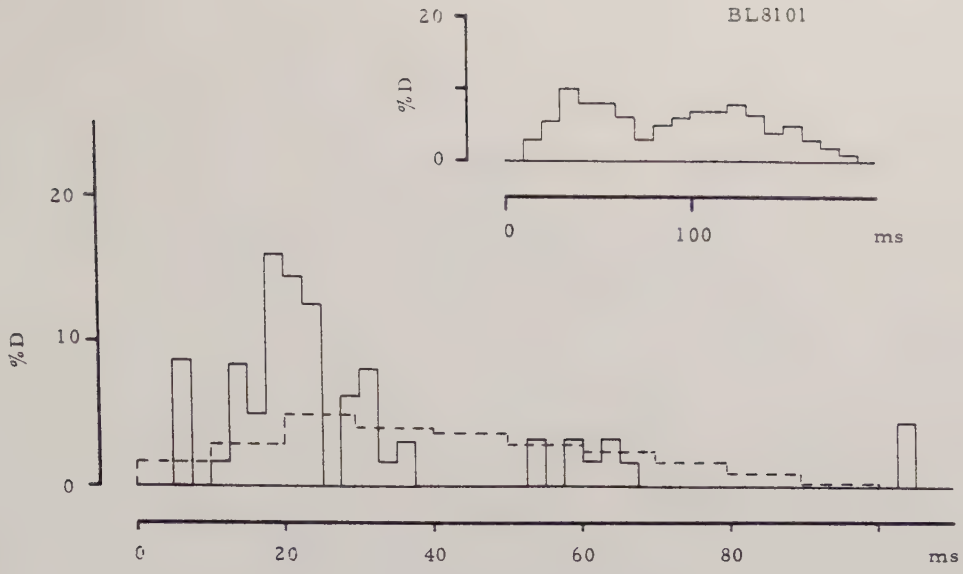
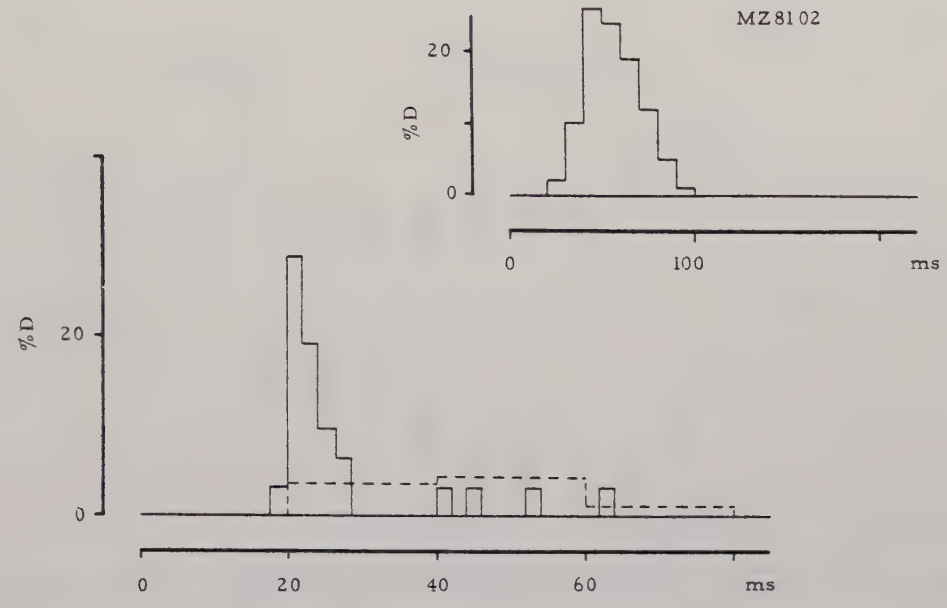
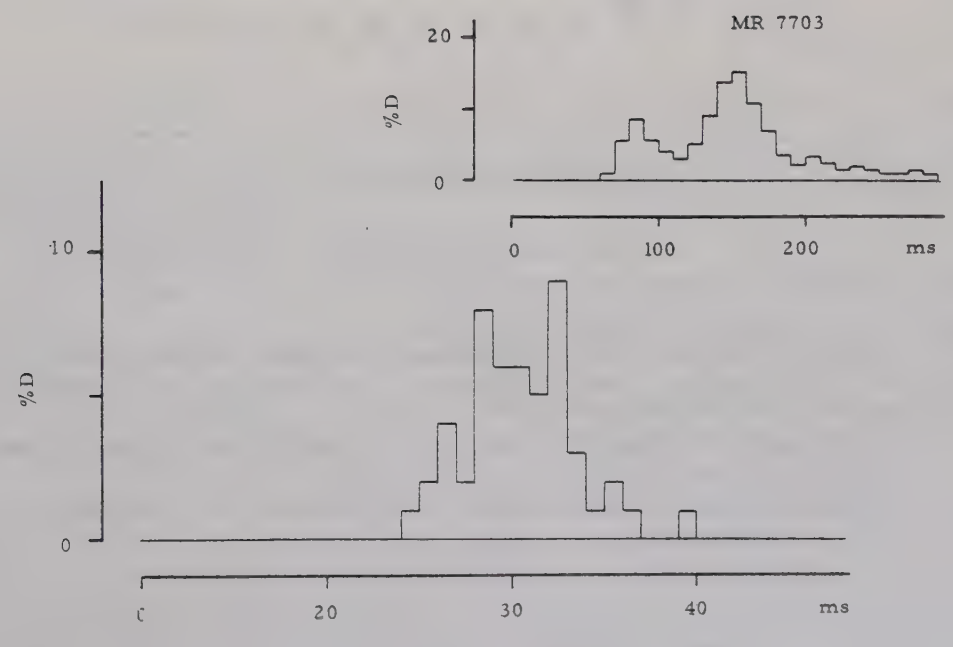


Figure 37 : La Réponse Rapide(H) :Distribution relative (%D) de latences (ms) de réponse en fonction de l'occurrence du signal (ms).
Amplitude constante du signal; AS=1.2mV.cm-1. Chaque PSH est établi sur 10 réponses.

Figure 38 : La Réponse Rapide (H) chez les poissons à impulsion longue.
Distribution des latences.
BL, B.longicaudatus; MZ, M.zanclirostris; MR, M.rume
En encart, distribution des périodes endogènes de l'activité de repos.







Latences de RR

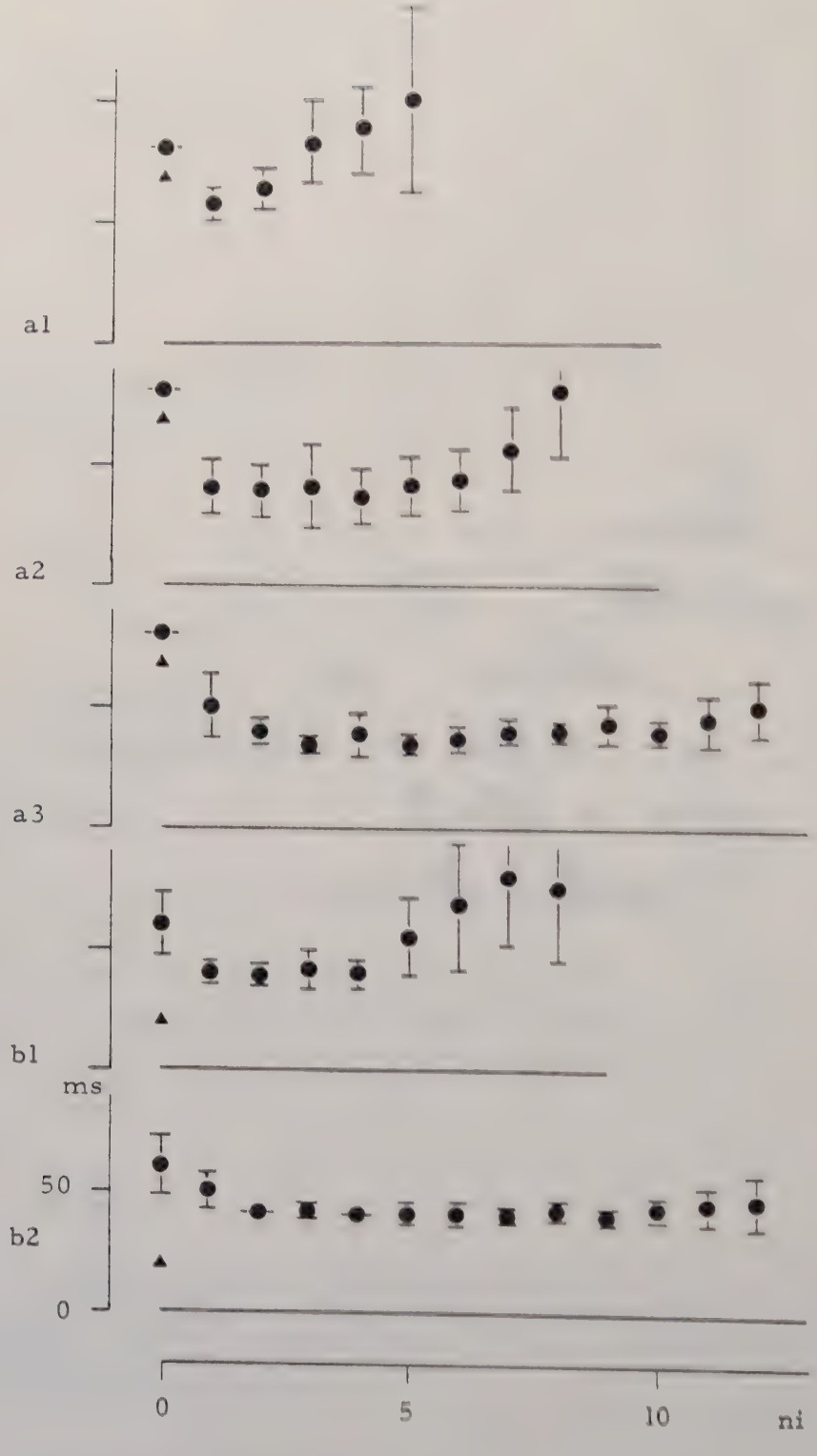


Figure 39 : Réponses de Régularisation.
Longueurs moyennes (ms) et variabilité des intervalles (ni) qui suivent une stimulation (▲) provoquant une réponse de précession en premier ordre (a, RE; b,RR).
a1-3=Régularisations suivant un signal (▲) d'amplitude croissante (ARS : 1,5,10mV.cm-1).
b1-2=Régularisations suivant un signal (▲) d'amplitude croissante (ARS : 1,5mV.cm-1).

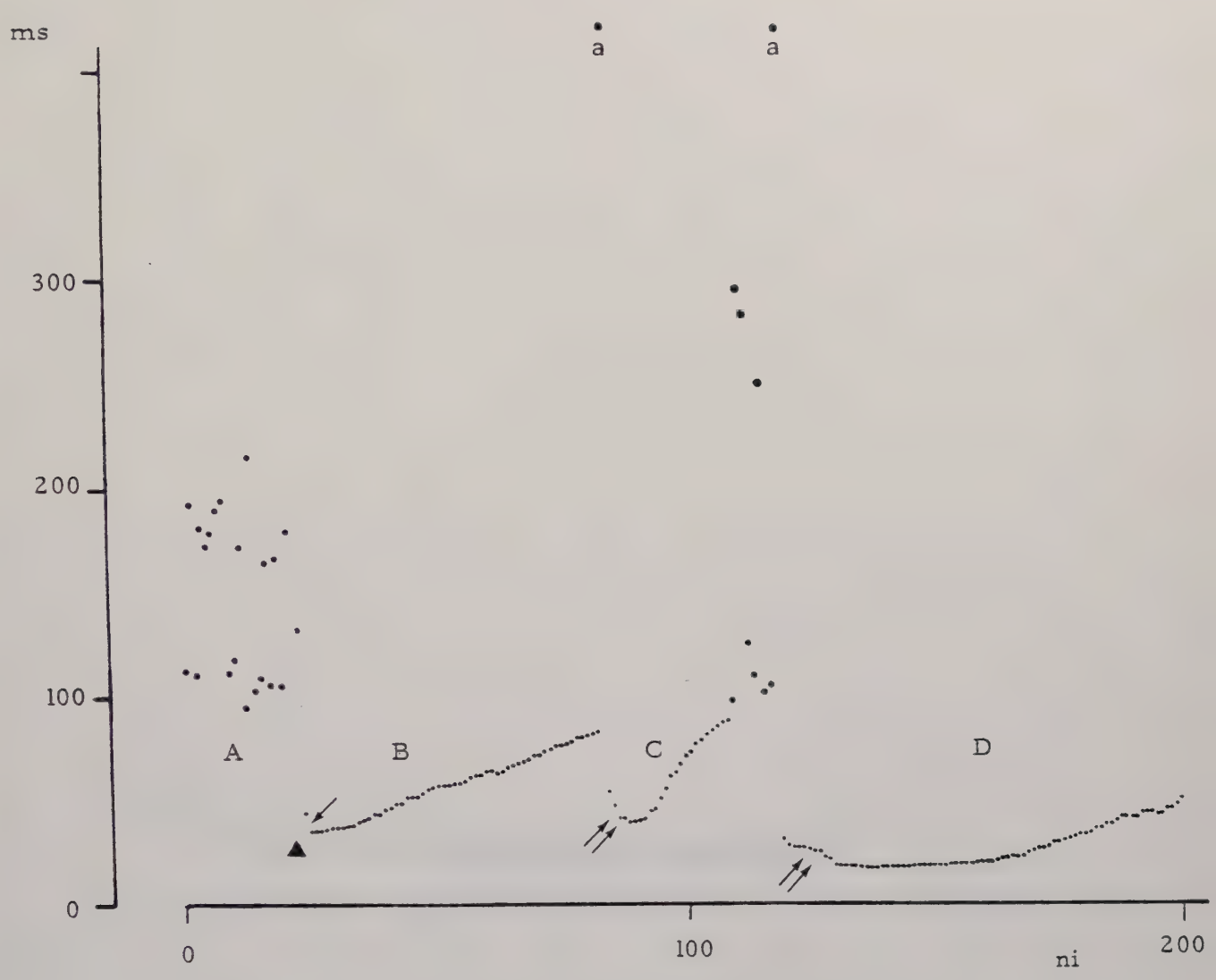


Figure 40 : La Réponse de Régularisation. Expression des formes induites et endogènes.
HIS de la décharge d'un G.petersii stimulé par un seul choc d'amplitude supérieure à 20mV.cm-1.
A-activité de repos (rythme binaire)
B-régularisation en réponse au signal (▲)
C-accélération rythmique associé à un déplacement locomoteur (sortie du tube)
D-régularisation endogène associé à un mouvement sur place de va-et-vient
a=arrêt de décharge; flèche, transition immédiate sous l'effet du signal, doubles flèches, transition avec ajustement.

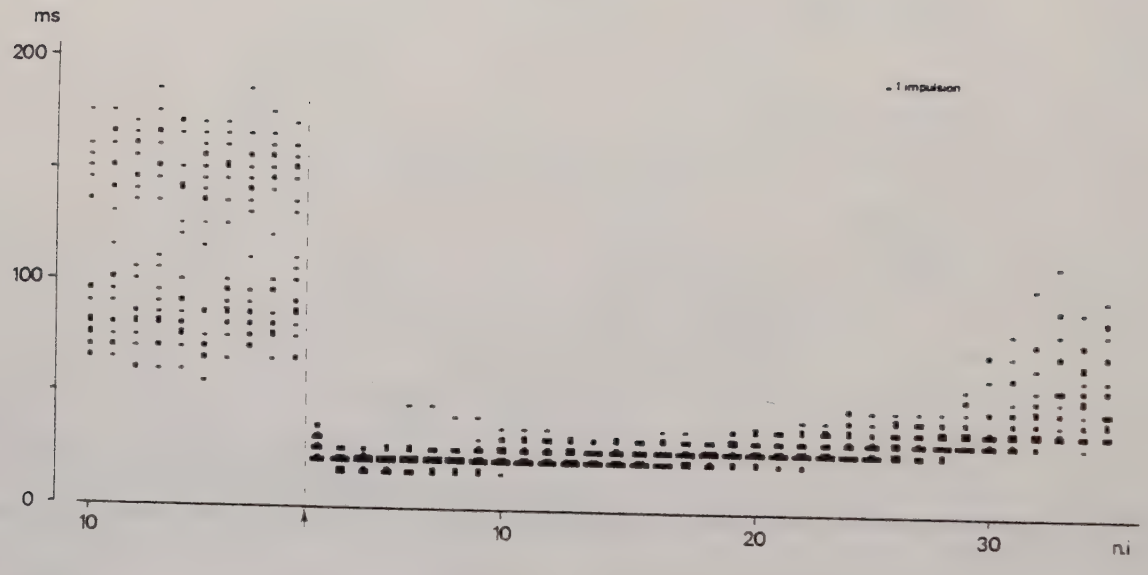


Figure 41 : La Réponse de Régularisation. Stéréotypie de la réponse. Superposition de 20 réponses de régularisation à un signal (amplitude 10mV.cm-1, occurrence 5ms) donné au cours de l'activité de repos.

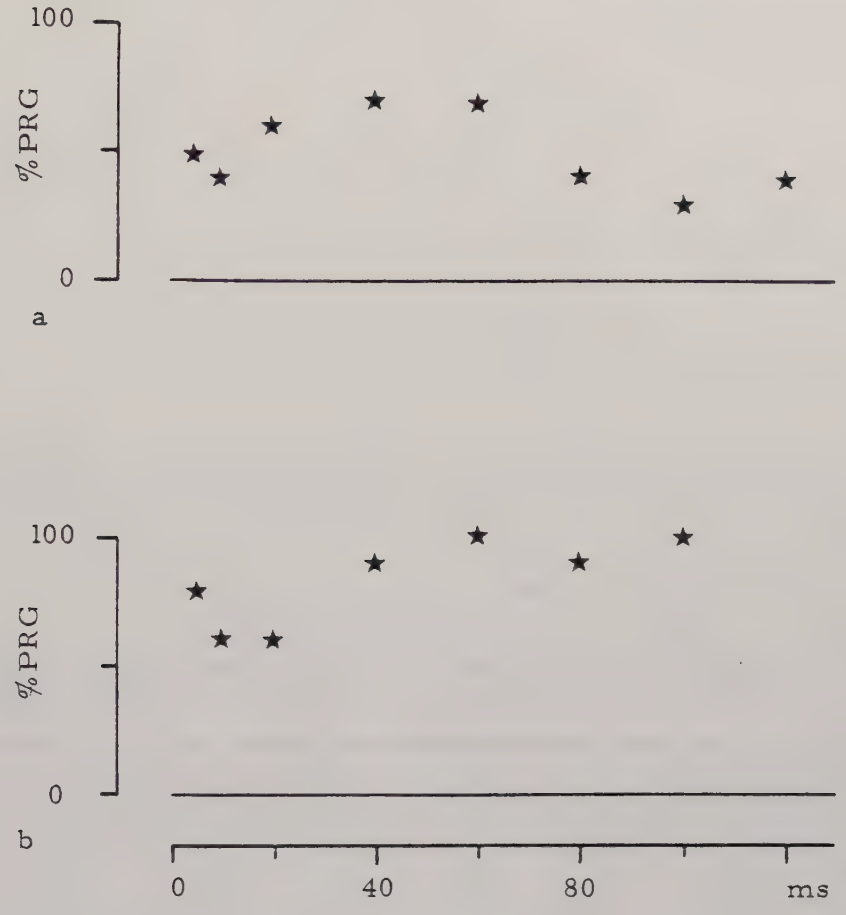


Figure 42 : La Réponse de Régularisation.
Probabilité de régularisation sur au moins 10 intervalles (%PRG) en fonction de l'occurrence (ms) du signal dans une période longue (mode 140/160ms)
a=amplitude du signal = 1mV.cm-1
b=amplitude 10mV.cm-1

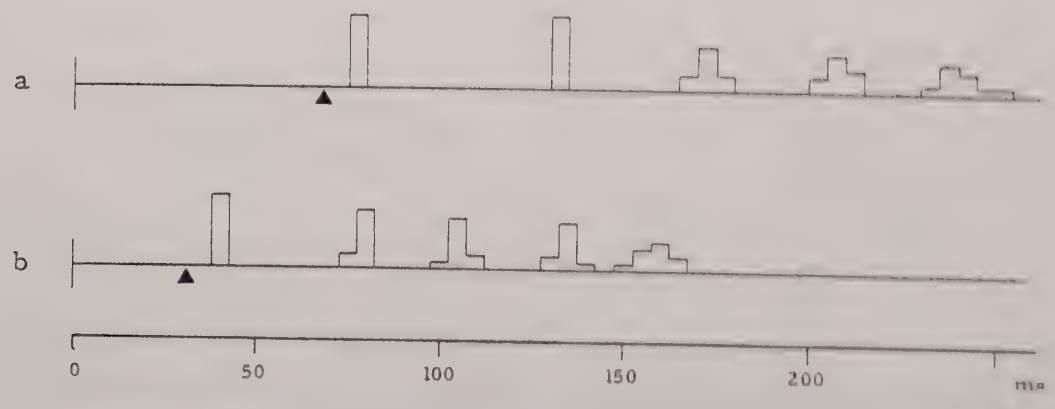


Figure 43 : La Réponse de Régularisation.
Longueurs de la période de régularisation en fonction de la période endogène.
a=stimulation dans une période longue (120ms) avec une occurrence du signal (▲) de 70ms
b=stimulation dans une période courte (50ms), occurrence du signal 30ms.
Chaque distribution représente dix réponses (RL en premier ordre).
AS : 5mV.cm-1

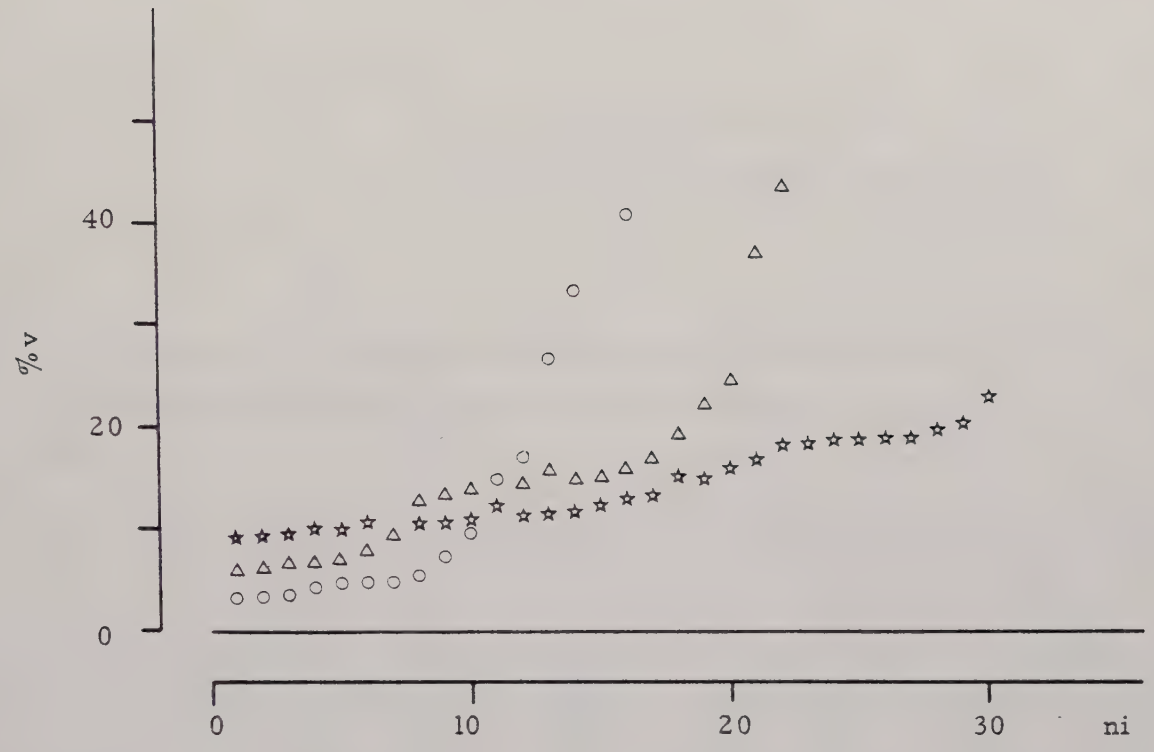


Figure 44 : La Réponse de Régularisation.
Nombre d'intervalles régularisés (ni) et degré de régularisation (%v) en fonction de l'amplitude du signal.
(o), 2mV.cm-1; (△), 5mV.cm-1; (*), 10mV.cm-1

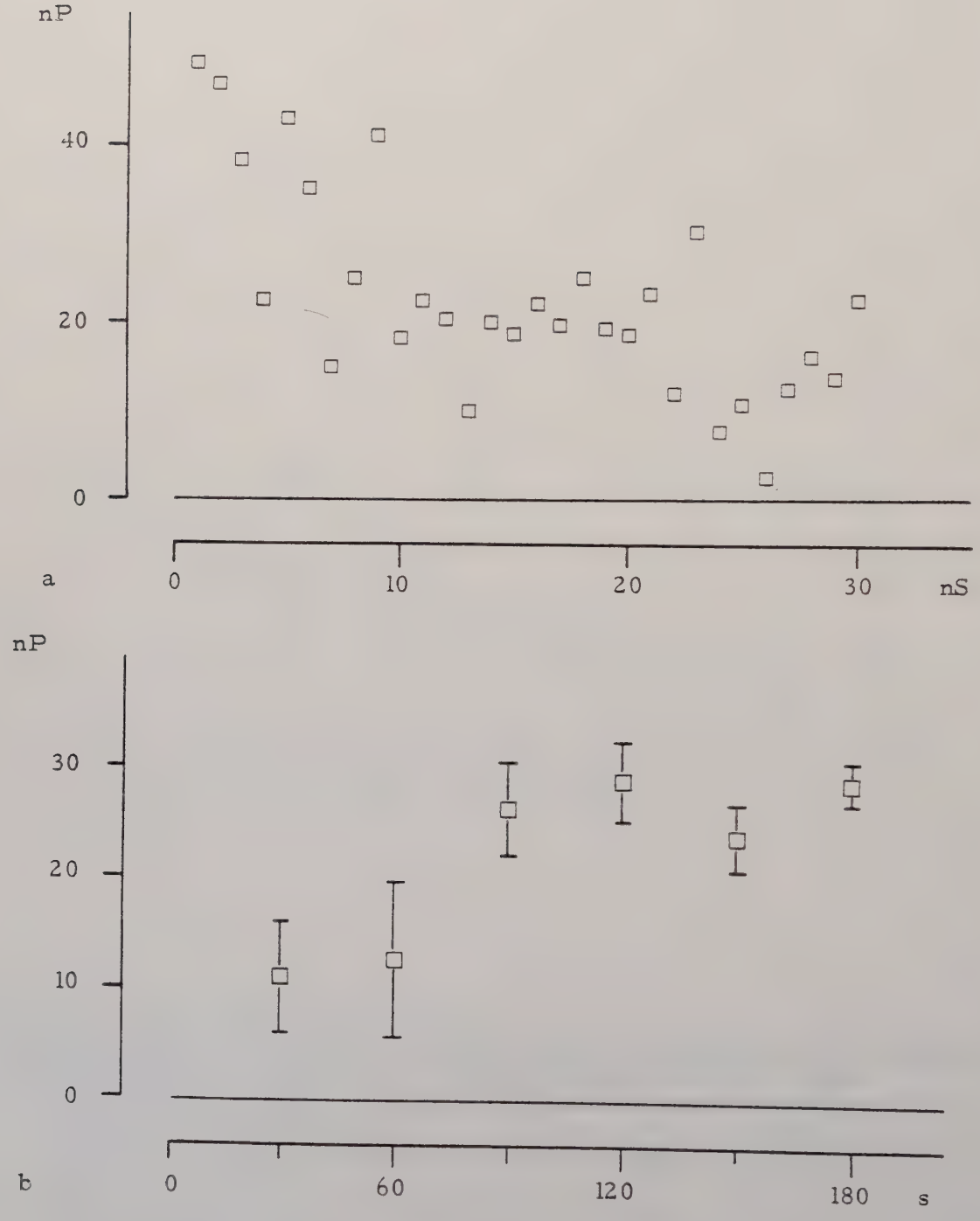


Figure 45 : La Réponse de Régularisation.

a=Reproductibilité de la régularisation avec la succession des stimulations (nS) exprimée par le nombre de périodes (nP) ou le degré de variation est inférieur à 10%.
AS = 5mV.cm-1, occurrence du signal 20ms

b=Moyennes du nombre de périodes régularisées (à10%) et variabilité en fonction de la durée minimum entre 2 stimulations (s).
Valeurs moyennes pour dix réponses de régularisation.

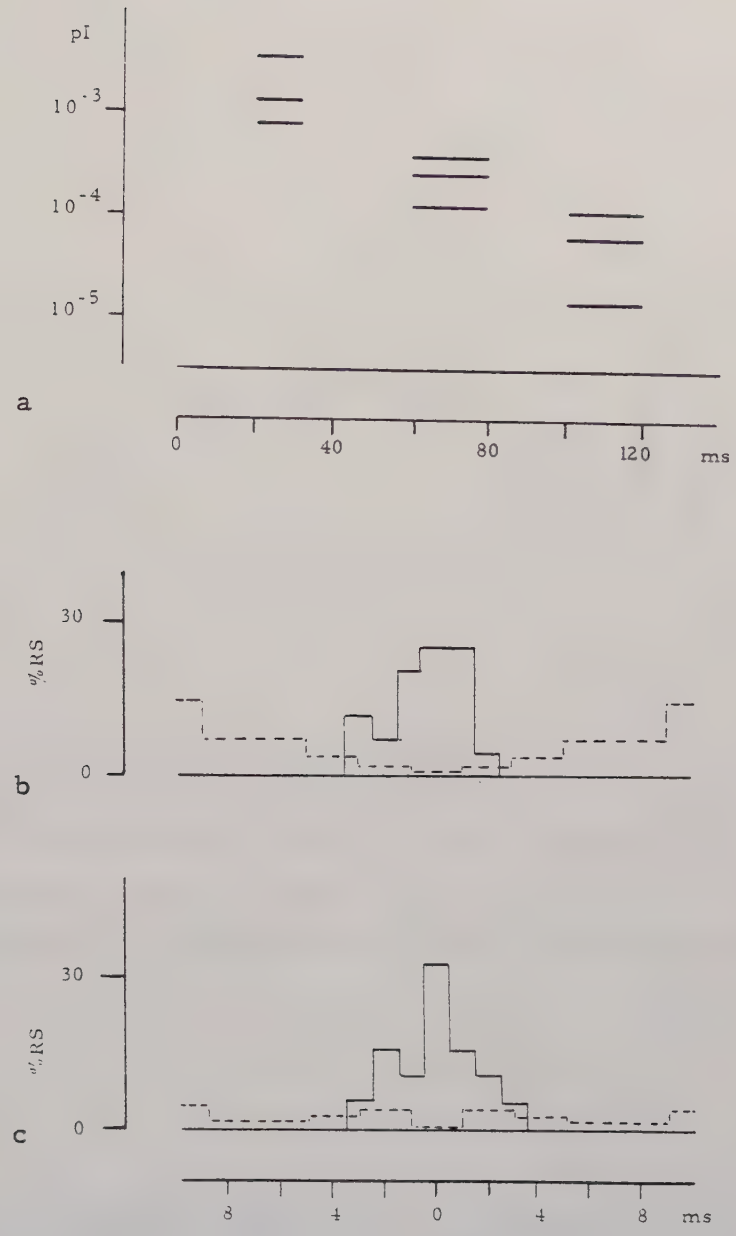


Figure 46 : La Réponse par Décalage.

a=Probabilités (pI) de durée identique pour deux périodes consecutives du rythme endogène selon leurs durées (ms).
Probabilités calculées pour trois types de périodes (20/30, 60/80, 100/120ms) pour trois individus (G.petersii).
b=Distribution (%RD) de réponse par décalage. pour des périodes longues (>120ms) Une distribution de probabilités moyennes (tiretés) est indiqué pour des classesde taille variable. Seuls les décalages à ±3ms sont reportés; 23 réponses.
c=Distribution (%RD) pour des périodes courtes (80ms).

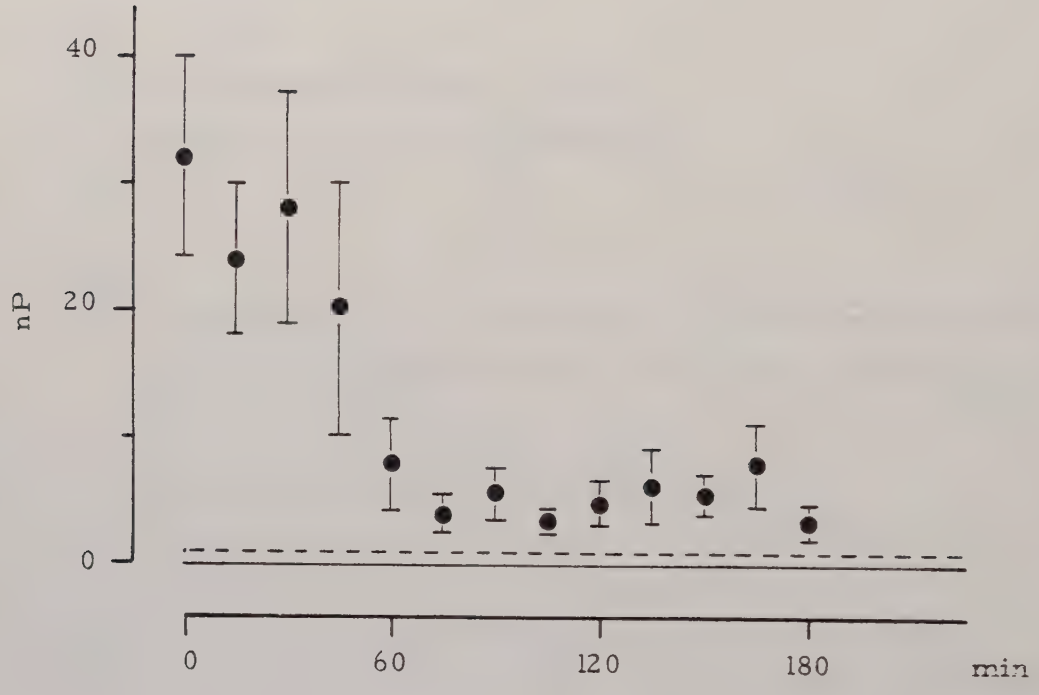


Figure 47 : La suspension de la décharge et son évolution temporelle à court terme. Durées moyennes (exprimées en nombre de périodes, nP) et variabilité des suspensions de la décharge dans des séries de cinq stimulations effectuées toutes les quinze minutes. Une habituation au bout de 60 minutes raccourcit significativement la durée des suspensions et permet de distinguer la réaction d'arrêt des réponses par pauses.
AS, 0.5mV.cm-1

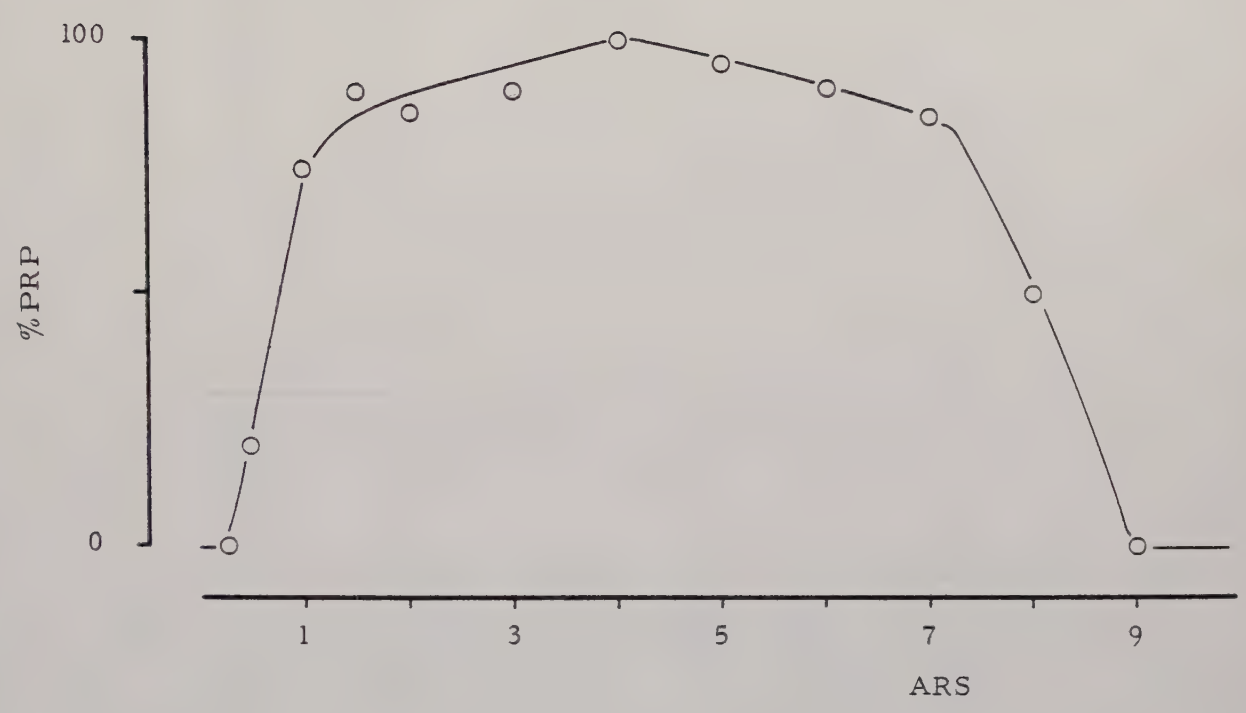


Figure 48 : La Réponse de Pause Immédiate.
Probabilité de réponse (%PRP) en fonction de l'amplitude (ARS) du signal.
ARS 1, 0.1mV.cm-1

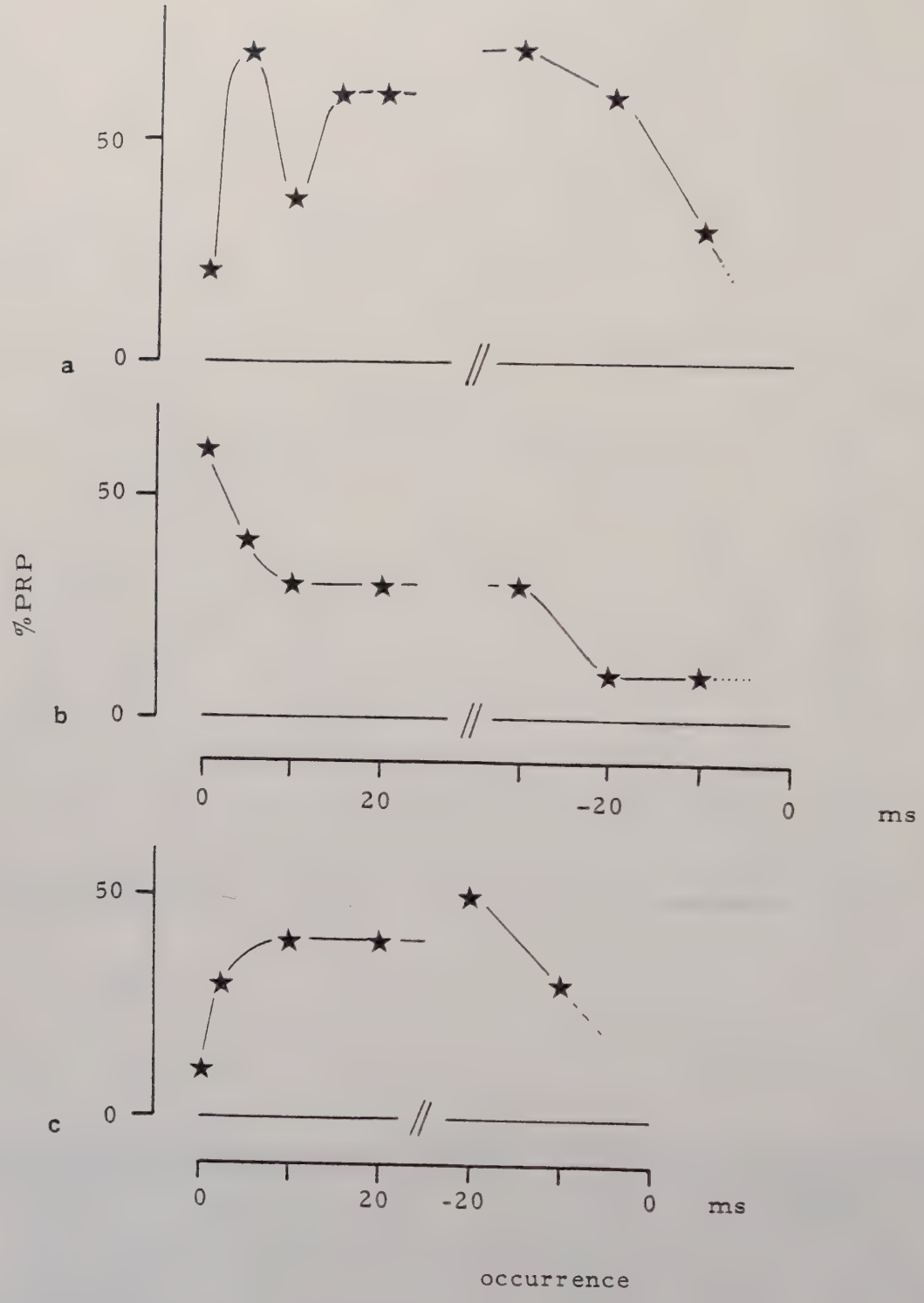


Figure 49 : La réponse de pause immédiate.
Probabilité de réponse (%PRP) en fonction de l'occurrence (ms) d'un signal. Les moments proches de l'impulsion sont les seuls étudiés dans la période.

a=AS, 0.1mV.cm-1, période longue (>120ms)
b=AS, 0.8mV.cm-1, période longue
c=période courte (<100ms).

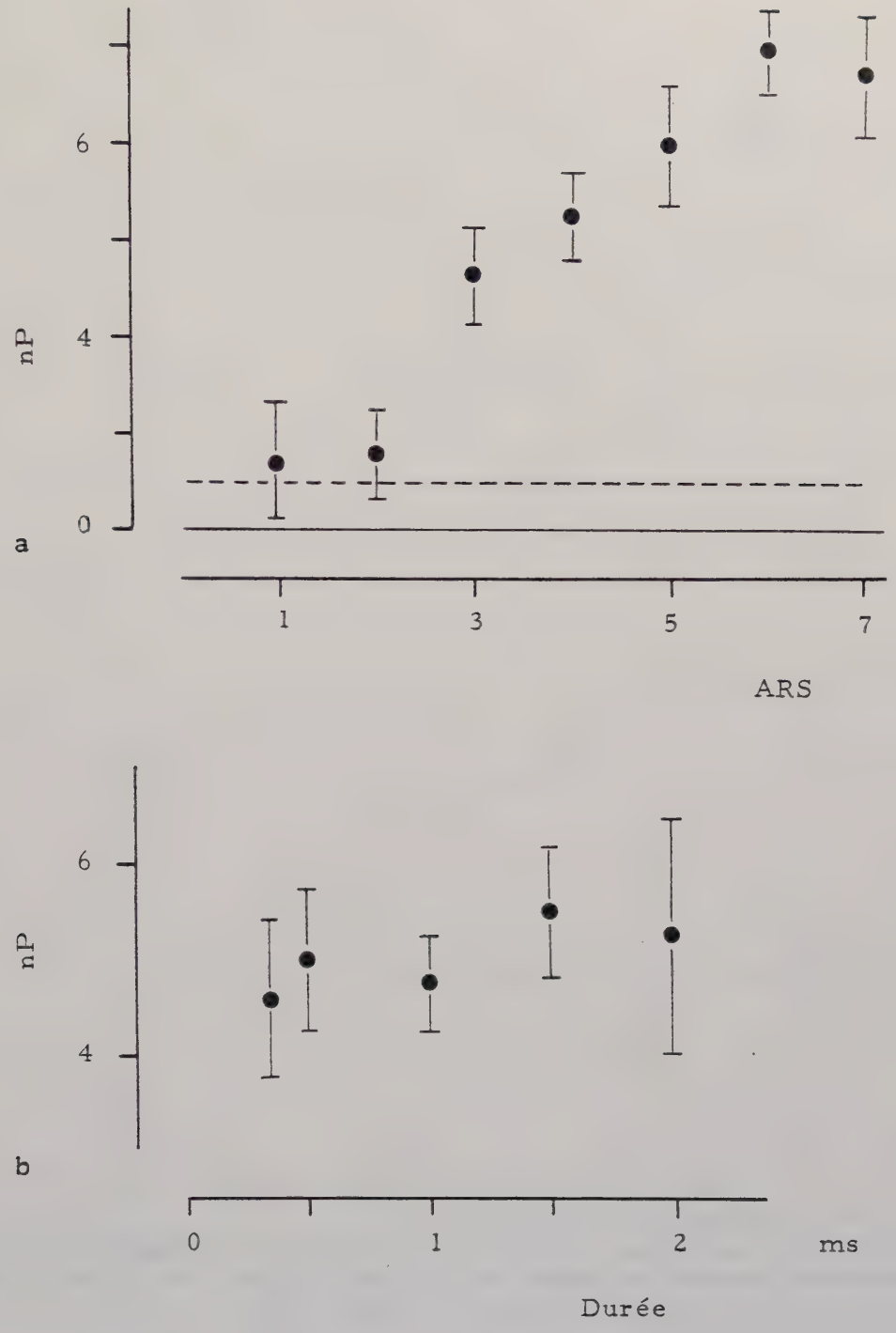
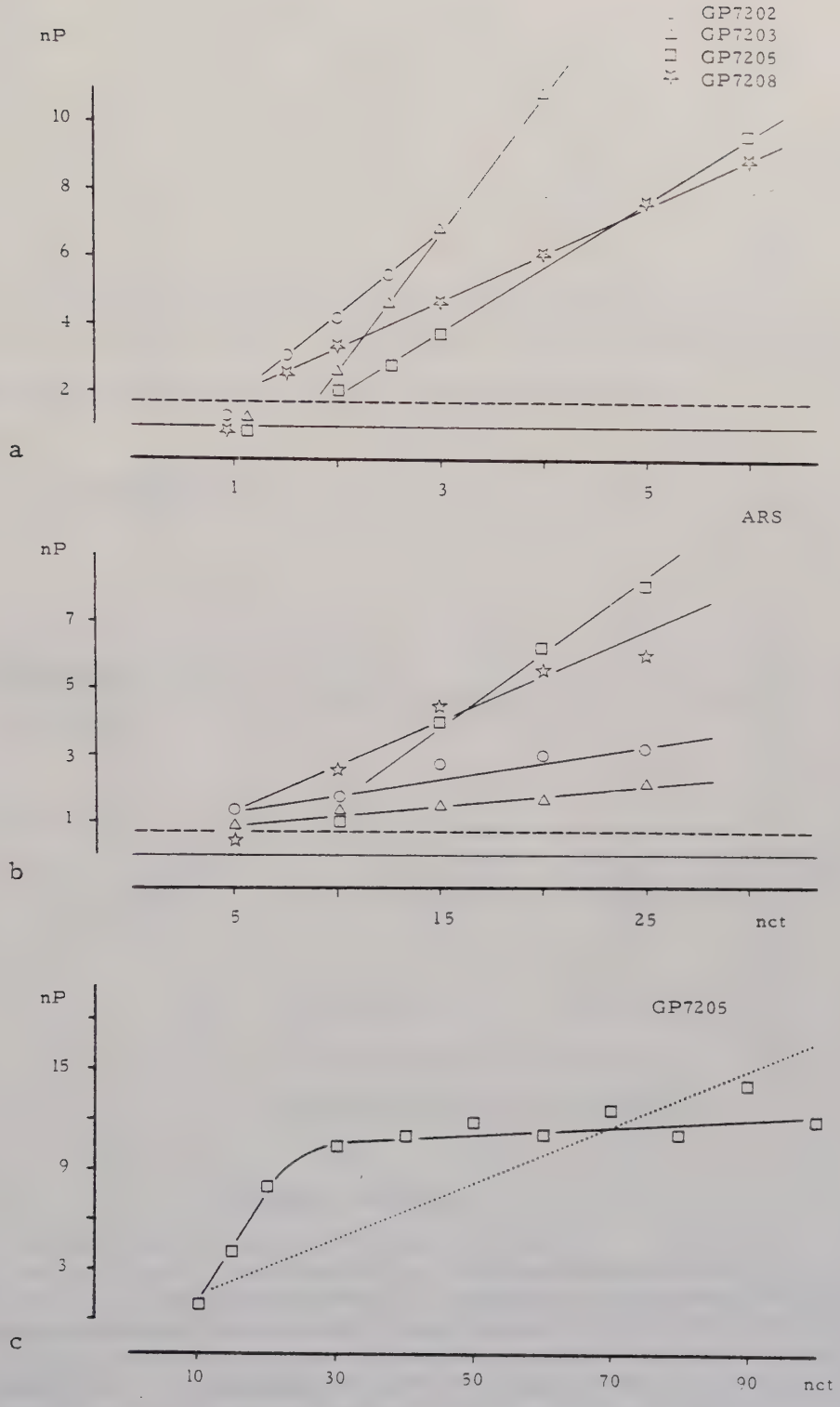


Figure 50 : La Réponse de Pause immédiate.
Durées moyennes (nP) et variabilité de la réponse en fonction des caractéristiques du signal.
a=Augmentation de la durée de la pause avec l'amplitude du signal.
ARS 1, 0.05mV.cm-1.
b=Constance de la durée de la pause malgré l'augmentation de durée du signal.
occurrence, 5ms.

Figure 51 : La Réponse de Pause Immédiate.
Effets de répétition du signal et variabilité intraspécifique.
a=Durées moyennes de pause (nP) en fonction de l'amplitude d'un train comprenant un nombre constant de signaux (10).
ARS 1, 0.4mV.cm-1
b=Durées moyennes de pause (nP) en fonction du nombre (nct) de signaux dans un train d'amplitude constante (AS, 0.1mV.cm-1).
c=Durées moyennes de pause (nP) en fonction du nombre (nct) de signaux dans le train (AS, 0.1mV.cm-1). Le pointillé indique la durée du train.
Dans ces trois figures le taux de répétition est de 50Hz, l'occurrence du premier signal, 5ms.


GP7202
GP7203
GP7205
GP7208
nP
10
8
6
4
2
a
1
3
5
ARS
nP
7
5
3
1
b
5
15
25
nct
nP
GP7205
15
9
3
c
10
30
50
70
90
nct

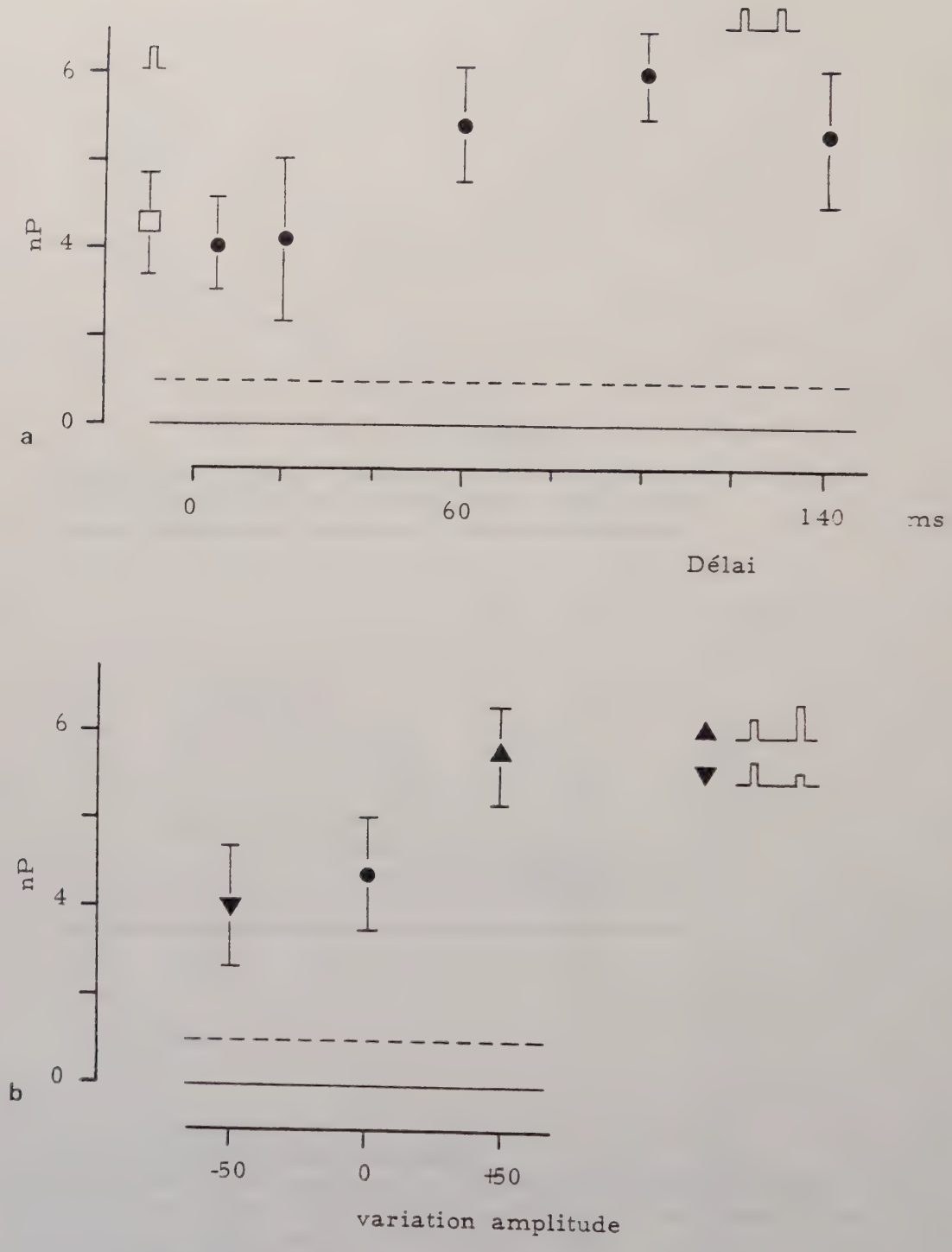


Figure 52 : La Réponse Immédiate.
Effets de répétition du signal. (signal double).
a=Durées moyennes de pause (nP) en fonction du délai séparant le second signal du premier (ms).
AS, 0.5mV.cm-1 identique pour les deux signaux. (□), pause avec un signal unique.
b=Durées moyennes de pause (nP) pour une variation d'amplitude de 50% entre les deux signaux.
AS, 0.2mV.cm-1 pour le premier signal. Délai entre signaux, 20ms.
occurrence du premier signal, 5ms.

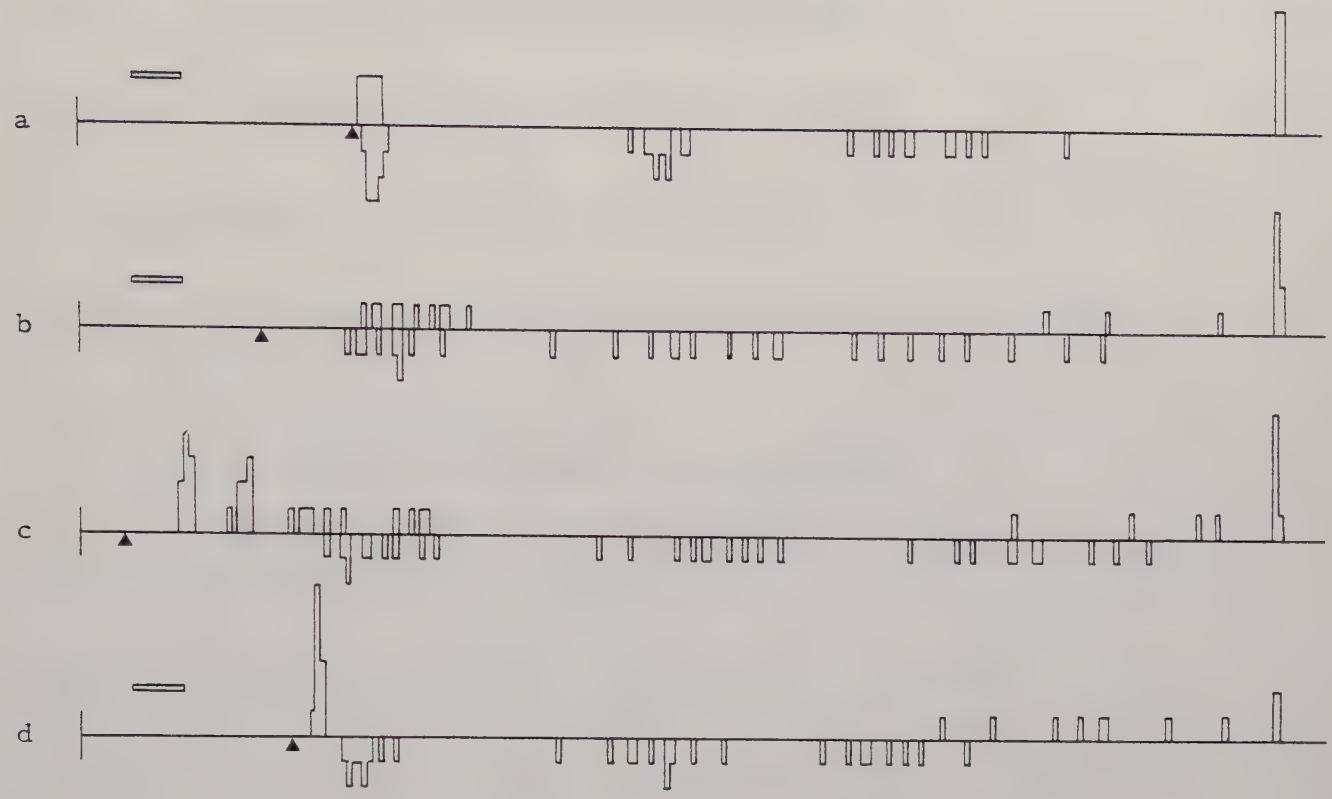


Figure 53 : La Réponse de Pause de Pause Différée.
Différentes formes d'expression de pause différée.
Distribution séquentielles des intervalles après le signal (▲) d'occurence variable dans la période endogène.
Chaque distribution regroupe dix réponses.
a=Stimulation immédiatement avant l'impulsion, (AS, ca.0.5mV.cm-1)
b=Stimulation en milieu de période, (AS, 0.1/0.3mV.cm-1)
c=Stimulation provoquant une RR de type B en premier ordre (AS, ca.0.1mV.cm-1).
d=Stimulation provoquant une RE en premier ordre (AS, 1.2mV.cm-1)
Distributions contrôles en ordonnées négatives, échelle, 20ms.

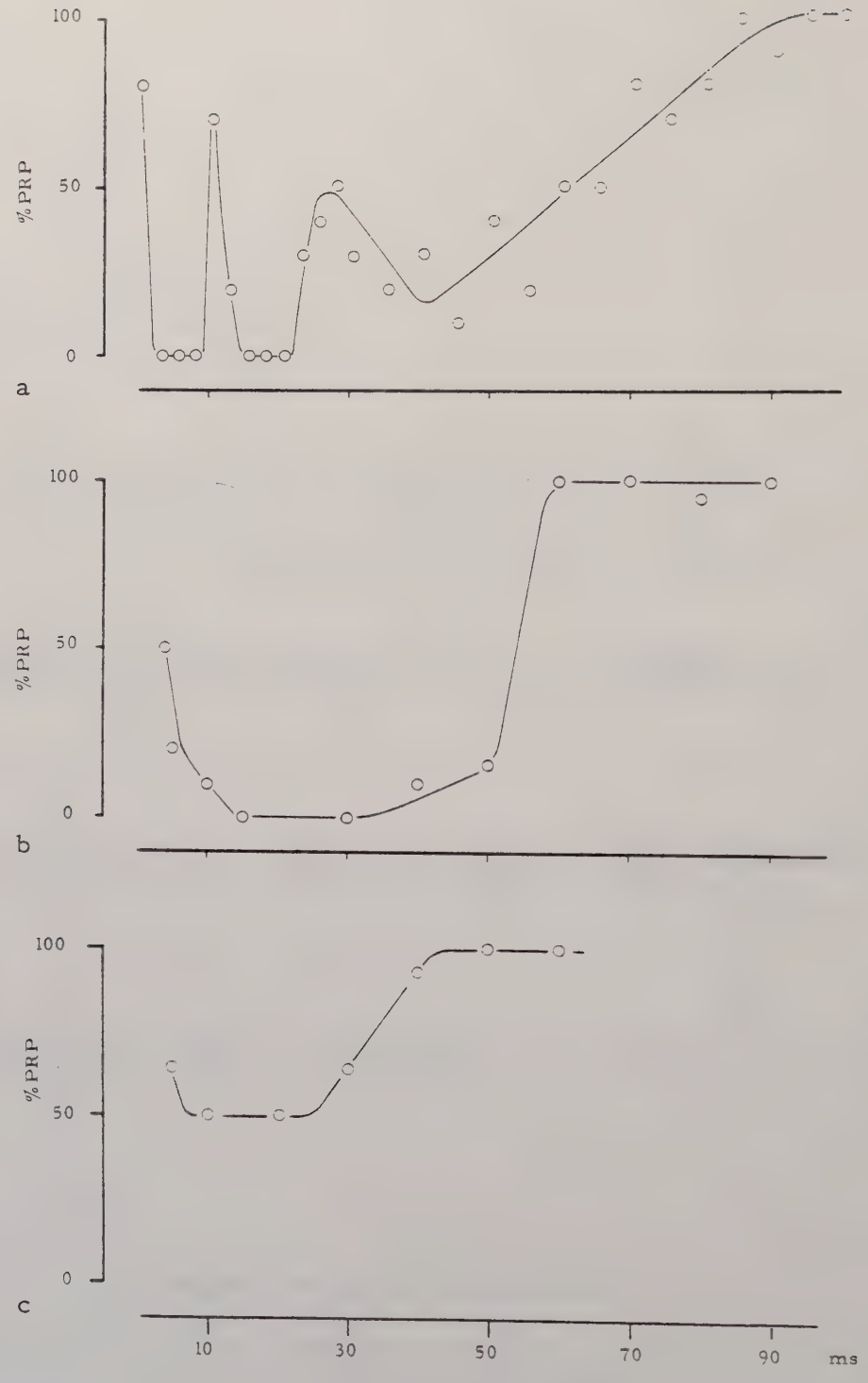


Figure 54 : La Réponse de Pause Différée.
Probabilité de réponse en fonction de l'occurence du signal dans la période endogène selon l'amplitude et la durée de la période.
a=Stimulation dans une période longue (>120ms) avec une amplitude faible ((AS, 0.1mV.cm-1)
b=Stimulation dans une période longue (>120ms), amplitude forte (AS, 0.5mV.cm-1)
c=Stimulation dans une période courte (<100ms), même amplitude que pour la figure b.

SCHEMAS ET DIAGRAMMES

Schéma 1 : Schémas du système électrosensorimoteur des mormyridés.

Schéma 2 : Localisation géographique des animaux étudiés.

Schéma 3 : Silhouettes des différentes espèces étudiées.

Schéma 4 : Schémas des différentes représentations graphiques d'une séquence d'impulsions de la décharge d'un Mormyridé.

Schéma 5 : Distributions des intervalles interimpulsions en fonction de la durée de l'intervalle précédent.

Schéma 6 : Distributions des intervalles interimpulsions en fonction de la durée de l'intervalle précédent et d'une sélection.

Schéma 7 : Schéma de l'enceinte expérimentale et des différents dispositifs d'enregistrement et de stimulation.

Schéma 8 : Schéma de l'installation expérimentale et du contrôle.

Schéma 9 : Diagramme de déroulement d'une expérience avec un signal unique.

Schéma 10 : Procédures de conservation et de traitement des données.

Schéma 11 : Schémas des différentes réponses électrogénes à un signal unique en fonction de la latence.

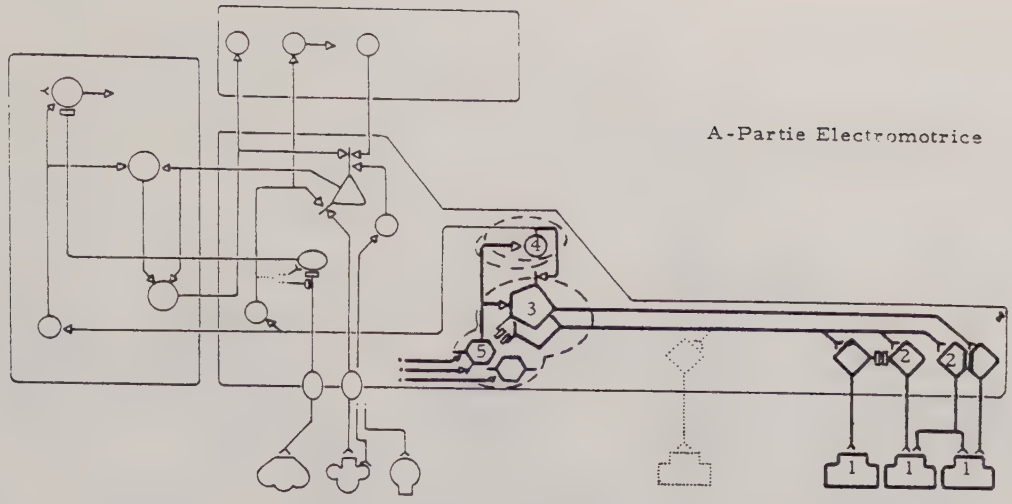
Schéma 12 : Schéma des différents domaines de réponses.

Schéma 1 : Schémas du système électrosensorimoteur des mormyridés.

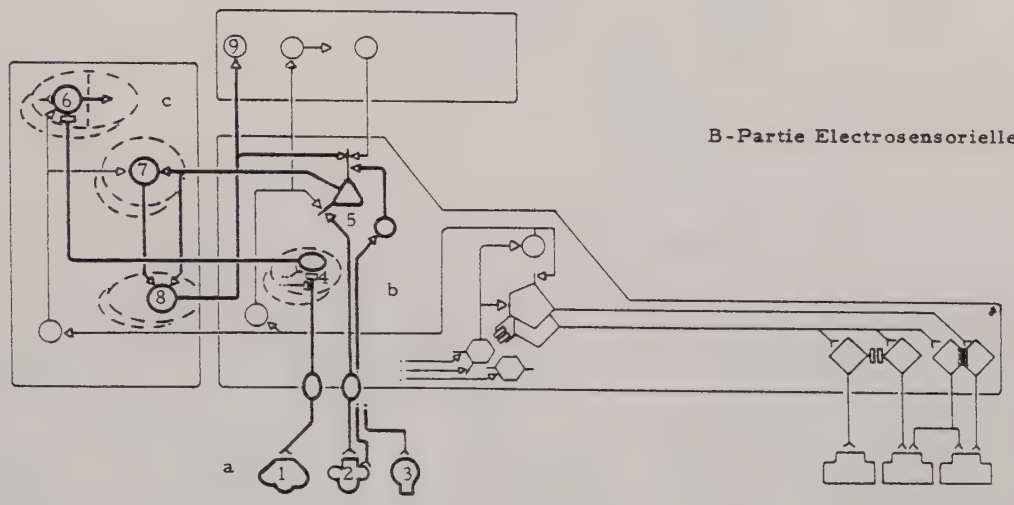
A- Partie électromotrice : électroplaques (1), électromotoneurones (2), relai bulbaire (médullaire) (3), noyau bulbaire associé à la commande (4), centre rythmeur (?5)

B- Partie électrosensorielle : électrorécepteurs (a) , Knollenorganes (1), mormyromastes (2), organes ampullaires (3); centres rhombencéphaliques (b), nLLP (4), cortex du LLLP (5); centres mésencéphaliques (c), n.extrolatéral (6), n. latéral (7), n.praeeminentialis (8), structures cérébelleuses (9).

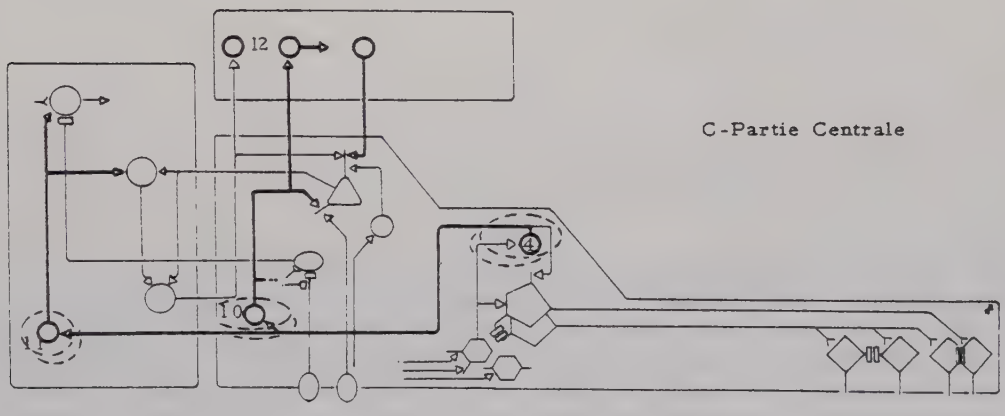
C- Partie centrale : réseau du signal associé à la commande, n.bulbaire associé à la commande (4), n.paratrigéminal (10), n.mésencéphalique associé à la commande (11), structures cérebelleuses (12).
La nature des jonctions est électrique (⊣), chimique (≺) ou reste encore indéterminée (⊳).



A-Partie Electromotrice



B-Partie Electrosensorielle



C-Partie Centrale

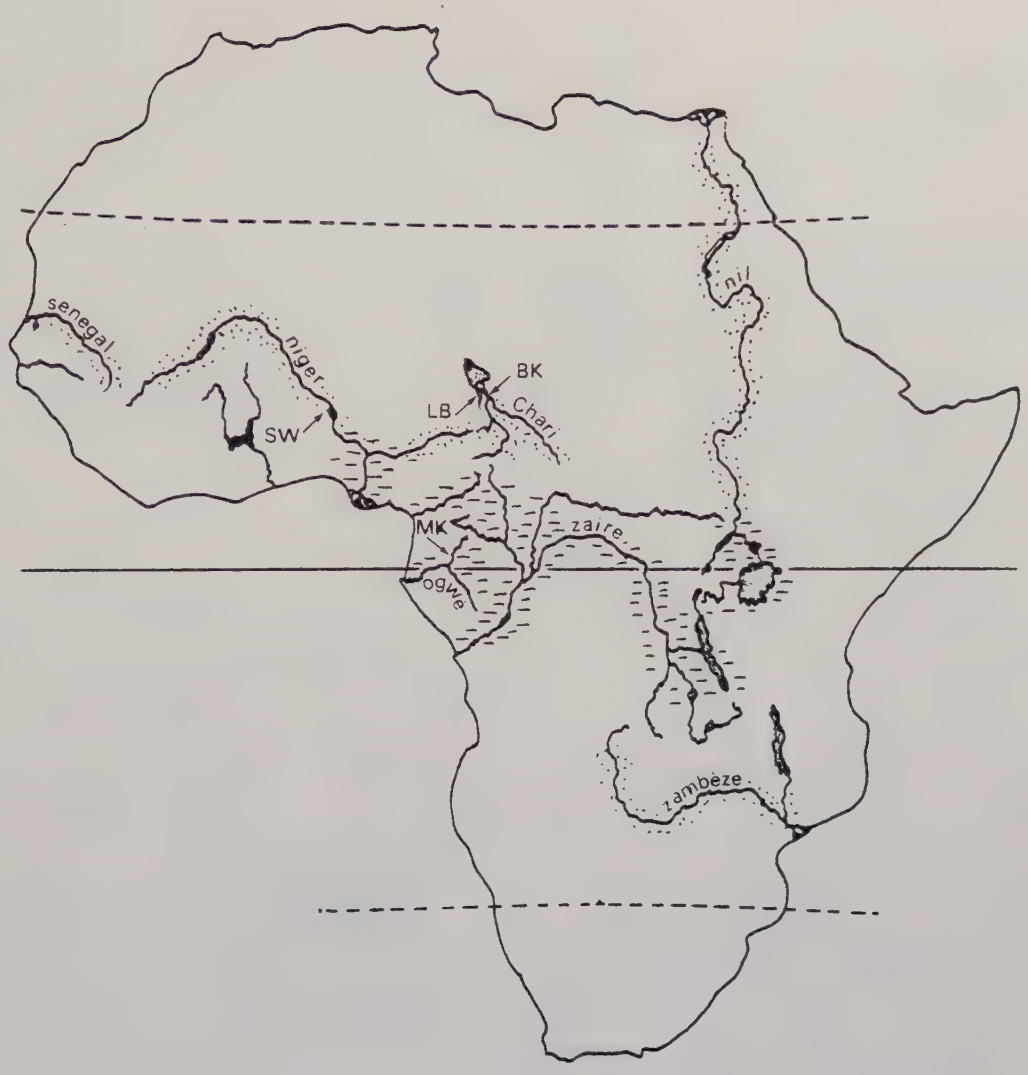


Schéma 2 : Localisation géographique des animaux étudiés.

Carte des grands bassins africains et des différents endroits étudiés. La dominance tropicale du biotope dans un fleuve est indiqué par un pointillé, la dominance équatoriale par des tiretés. Les lieux d'études sont : SW, diverticule du lac Kainji (Nigeria), LB, oued El-Beid déversoir du Yaéré du Logone (Nigeria, Cameroun); BK, Bras inondable du Chari, Réserve de la Kalamaloué (Cameroun); MK, diverticule de l'Ivindo, ex-Laboratoire d'Ecologie Tropicale de Makokou (Gabon).

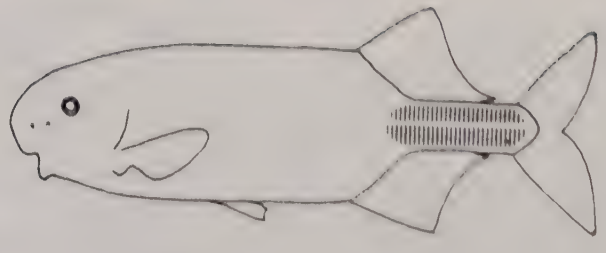


Schéma 3 : Silhouettes des différentes espèces étudiées.
Dans le schéma a est figuré la place de l'organe électrique dans le pédoncule caudal. Il existe une variation spécifique de la taille et du nombre des électroplaques contenus dans chacun des quatre organes élémentaires (cf.318).

Le schéma b représente les silhouettes des différentes espèces étudiées (cf. liste faunistique). Les espèces sont distribuées relativement à leur biotope préférentiel verticalement. La répartition horizontale distingue les espèces des eaux tropicales sahéliennes (coté gauche) des espèces des eaux équatoriales (coté droit). Les espèces ubiquistes sont en position intermédiaire (sauf M.rume).
La barre pleine correspond à une longueur de 5cm.

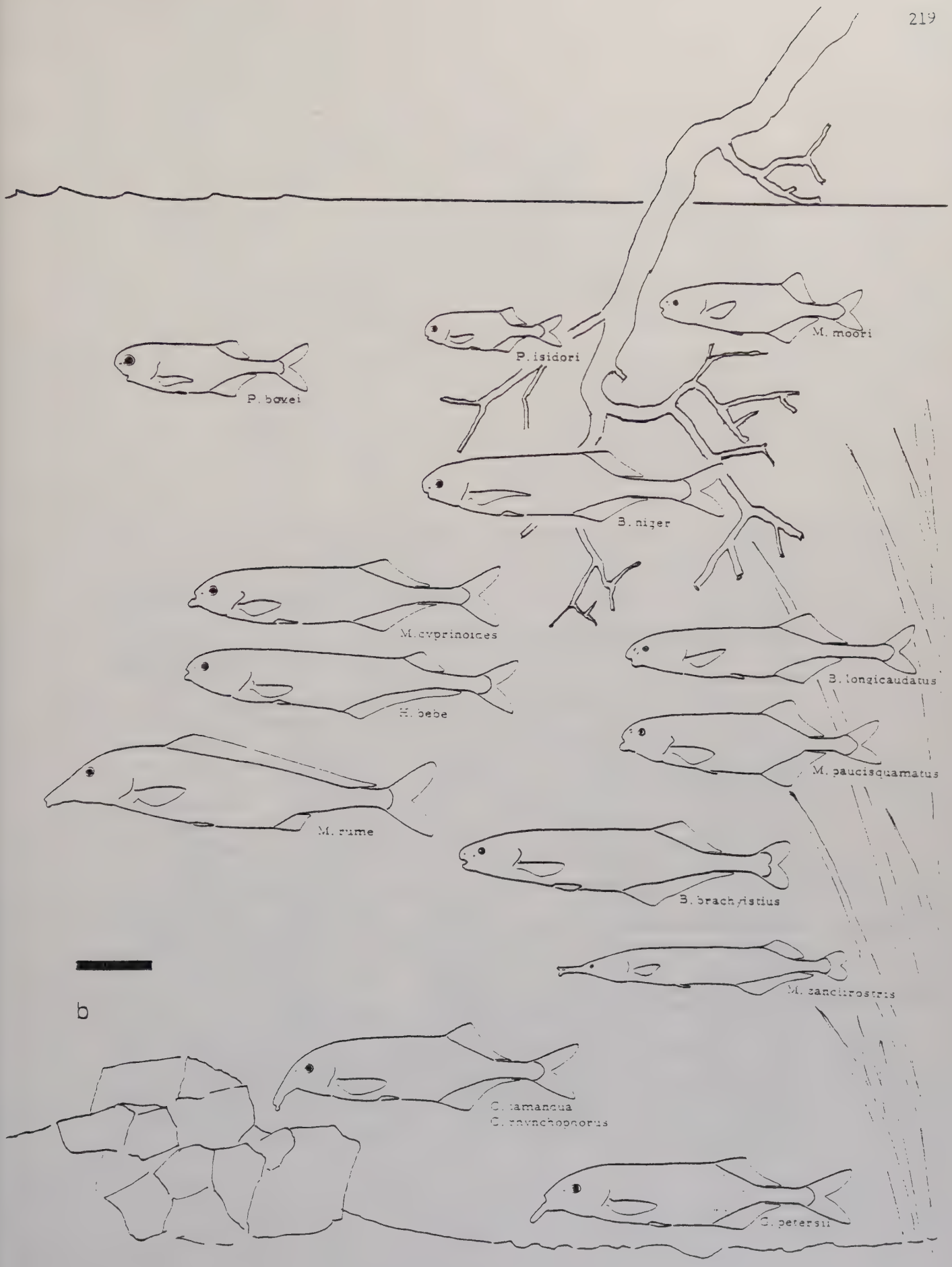
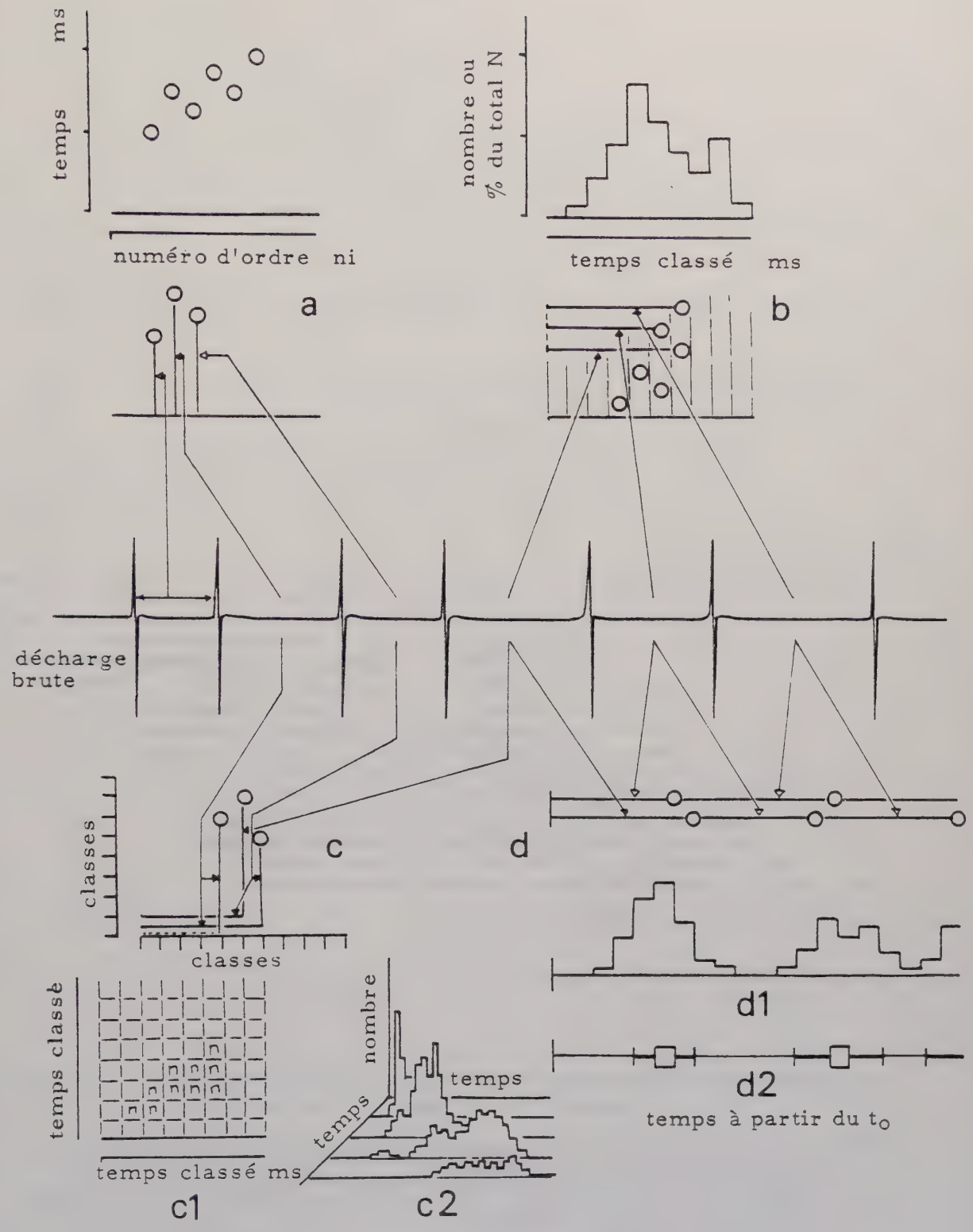

P. bovei
P. isidori
M. moori
B. niger
M. cyprinoides
H. bebe
B. longicaudatus
M. paucisquamatus
M. rume
B. brachyistius
M. zanclirostris
b
G. tamanqua
G. psychhoporus
G. petersii

Schéma 4 : Schémas des différentes représentations graphiques d'une séquence d'impulsions de la décharge d'un Mormyridé.
A partir de la représentation brute des impulsions de la décharge au centre du schéma, on peut procéder différents traitements graphiques.
a=Histogramme d'intervalles séquentiels (HIS) : les intervalles sont placés consécutivement (ni) et leur durée est exprimmée suivant l'ordonnée.
b=Histogramme d'intervalles interimpulsions (statistique), (HII) : les intervalles sont regroupés avec une origine commune et distibués dans des classes temporelles (en abcisse). Le contenu des classes est exprimé en ordonnée de façon absolue ou relative à l'ensemble des intervalles dénombrés.
c=Histogramme d'intervalles corrélés. Un histogramme d'intervalles conjoints (HIJ), est une autocorrélation d'ordre 1. Il se construit en distribuant les intervalles en fonction de l'intervalle précédent. Les durées, classées, sont portées en abcisse pour l'intervalle de référence et en ordonnée pour l'intervalle considéré. Le contenu des classes disposées en matrice est représenté numériquement (c1) ou associé graphiquement aux distributions dans une représentation tri-dimensionnelle (c2). Ce type de traitement peut également être effectué avec des intervalles disjoints mais proches.
d=Histogrammes d'intervalles séquentiels corrélés.
Pour chaque intervalle, on considère les n intervalles suivants que l'on distribue dans des classes temporelles (en abcisse). Le contenu des classes est indiqué en ordonnée (d1). Pour éviter l'imprécision ordinale apportée par une superposition des distributions, on peut utiliser les modes et la dispersion de celles-ci (d2) ou classer les variations ordinalement (non représenté).


temps ms
numéro d'ordre ni
a
nombre ou
% du total N
temps classé ms
b
décharge
brute
classes
c
classes
d
d1
d2
temps à partir du t_o
temps classé
temps classé ms
c1
nombre
temps
temps
c2

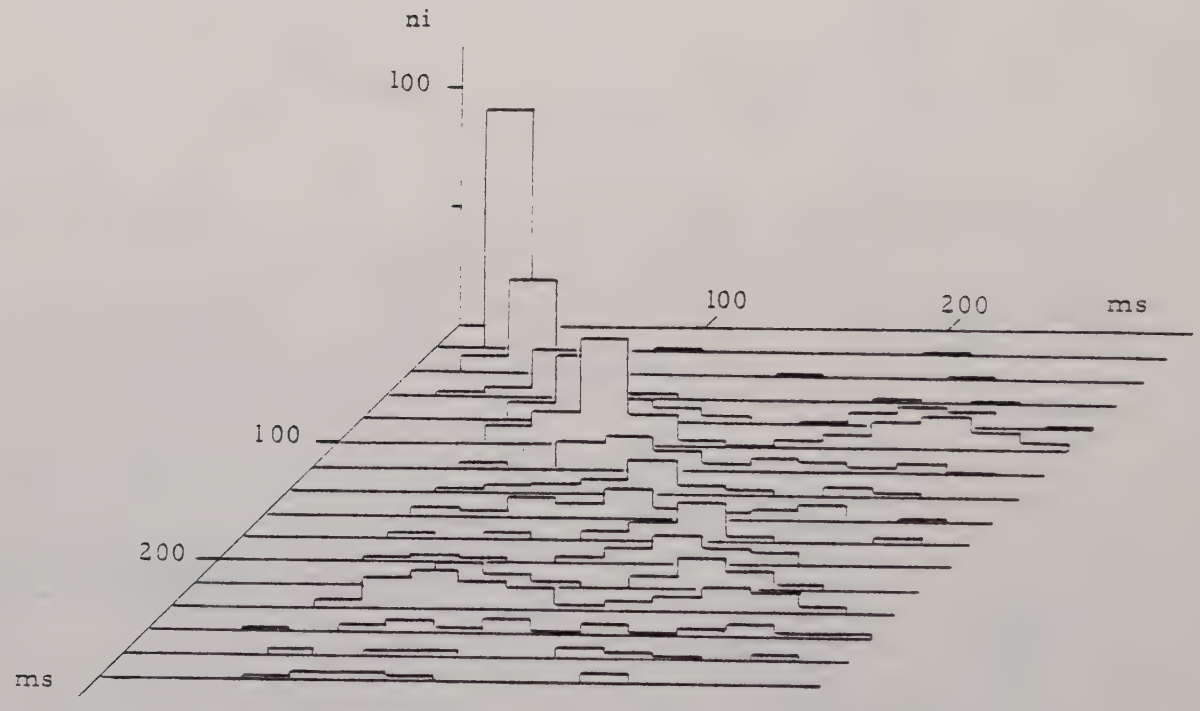


Schéma 5 : Distributions des intervalles interimpulsions en fonction de la durée de l'intervalle précédent.
Représentation tridimensionnelle d'un HIJ décrivant une activité de repos chez un G.petersii.
Largeur des classes : 1oms.

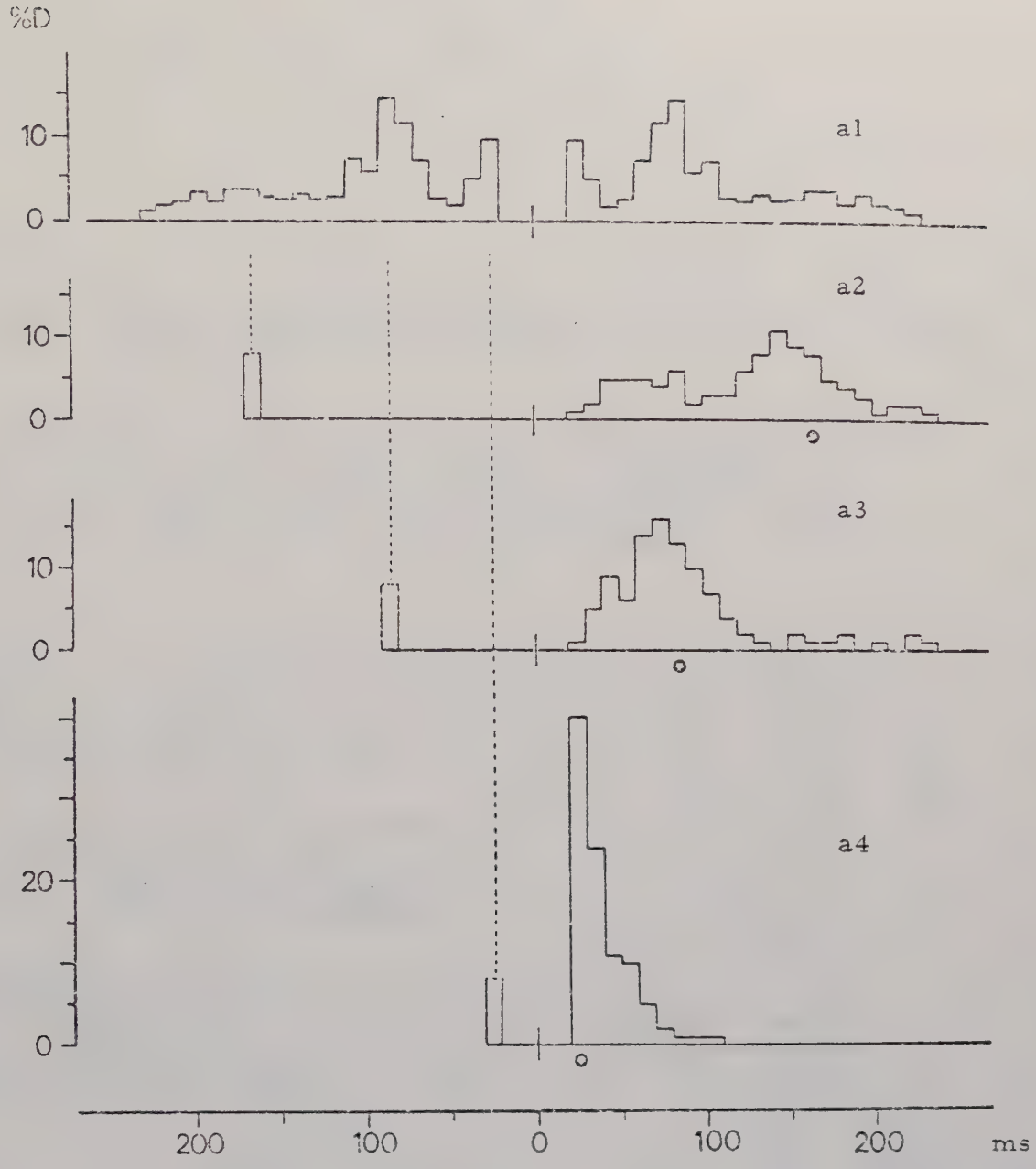


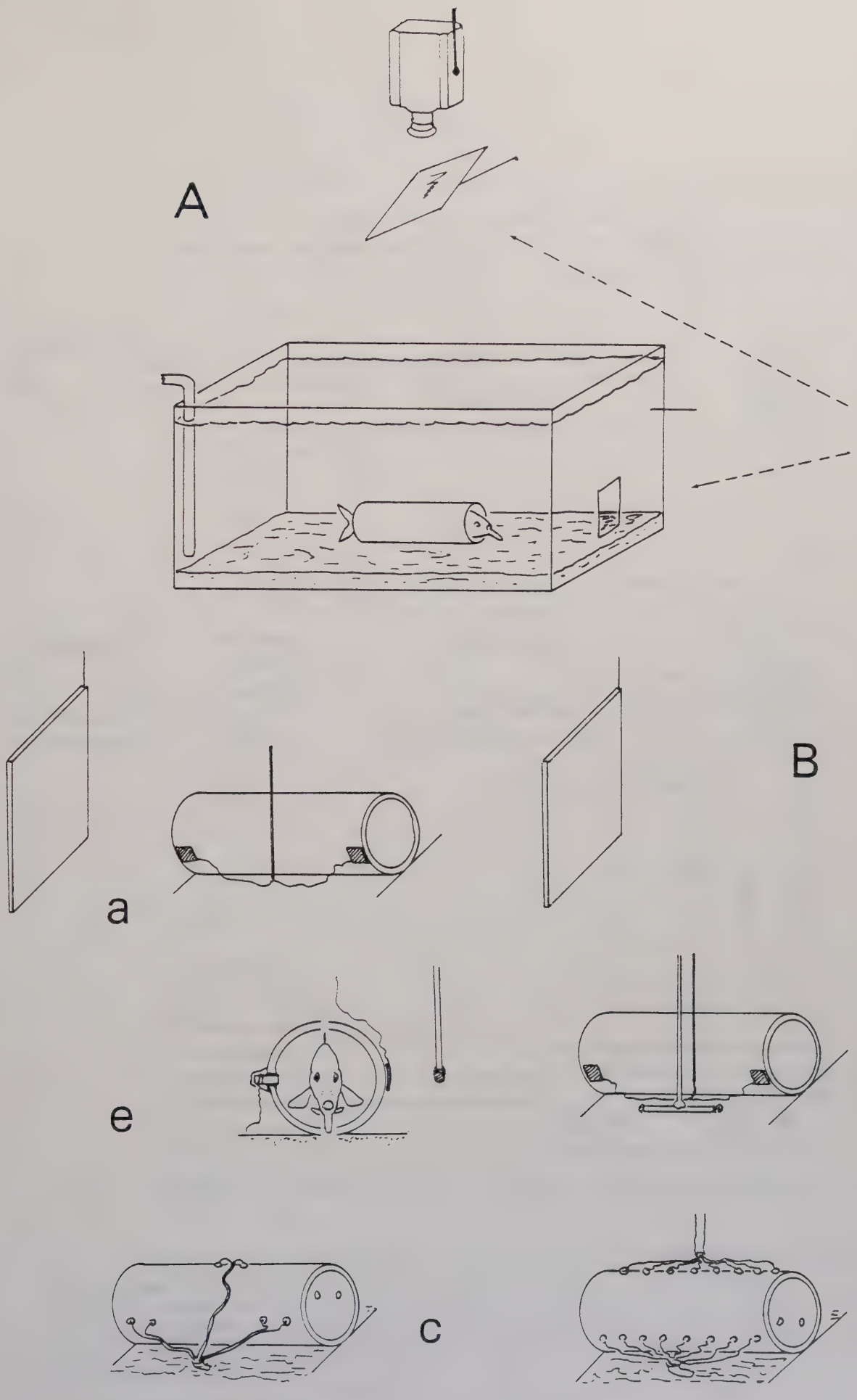
Schéma 6 : Distributions des intervalles interimpulsions en fonction de d'une durée fixe de l'intervalle de référence.

Techniques utilisées pour la prévision des périodes à venir.
a=HII conditionnels : a1, HII dédoublé, la référence 0 déterminant une distribution classique (cf.sch.4b) implique une distribution réciproque, (miroir à un intervalle près) des événements qui précèdent la référence.
a2,a3,a4 : la sélection de la durée d'un intervalle permet d'obtenir des distributions plus précises, à tendance monomodale et de moins en moins dispersée avec les intervalles les plus courts.

Schéma 7 : Schéma de l'enceinte expérimentale et des différents dispositifs d'enregistrement et de stimulation.

A: Enceinte expérimentale avec les deux moyens d'observation des activités motrices: I, directe grâce à une fenêtre ménagée dans un écran translucide et un miroir placé au dessus du tube; II, indirecte par une caméra vidéo placée de façon azimutnale ou axiale (cf. schéma 8).

B: Dispositifs d'enregistrement et stimulation.
a- dispositif 1 : réception du signal du poisson par électrodes d'argent (1x1cm); stimulation par des plaques de graphite (15x20cm) placées aux deux extrémités de l'aquarium.
b- dispositif 2 : réception par électrodes d'argent; stimulation par un organe électrique artificiel composé d'un dipôle de deux sphères d'argent (Ø 1.5mm).
c- dispositif 3a : réception/stimulation au travers de cinq paires d'électrodes de graphite (distance interélectrodes 2cm).
d- dispositif 3b : réception/stimulation par 3 séries d'électrodes de graphite disposées à 120° (distances interélectrodes 2cm).
e hémivues axiales des dispositifs 2 (à droite) et 3a (à gauche) Dans le dispositif 2, la position de l'organe artificiel peut être variée par rapport au tube. Dans les dispositifs 3, les électrodes de graphite percent la paroi du tube et sont isolées sauf sur la face affleurant la surface intérieure du tube de porcelaine.


A
B
a
b
c
d
e

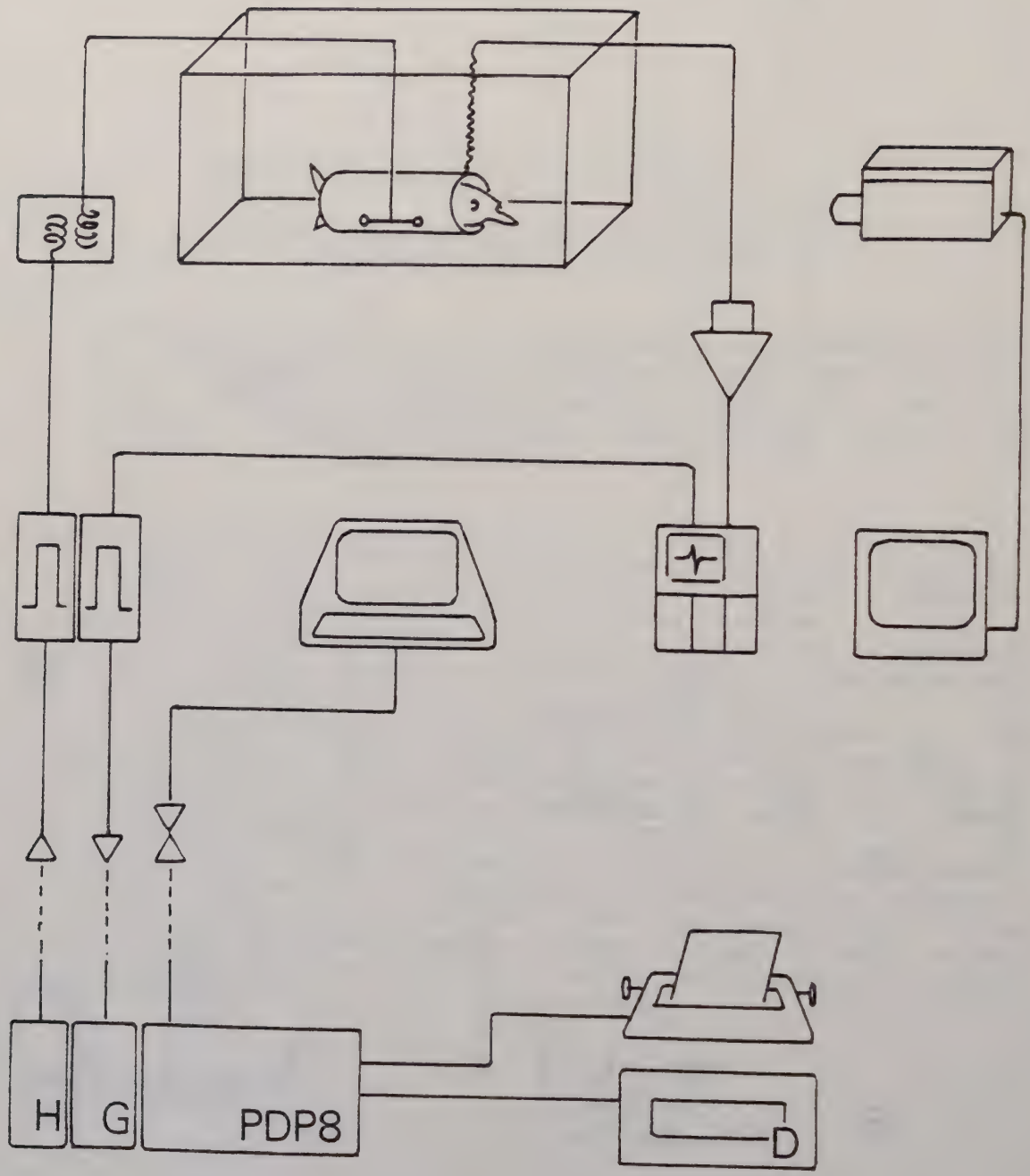
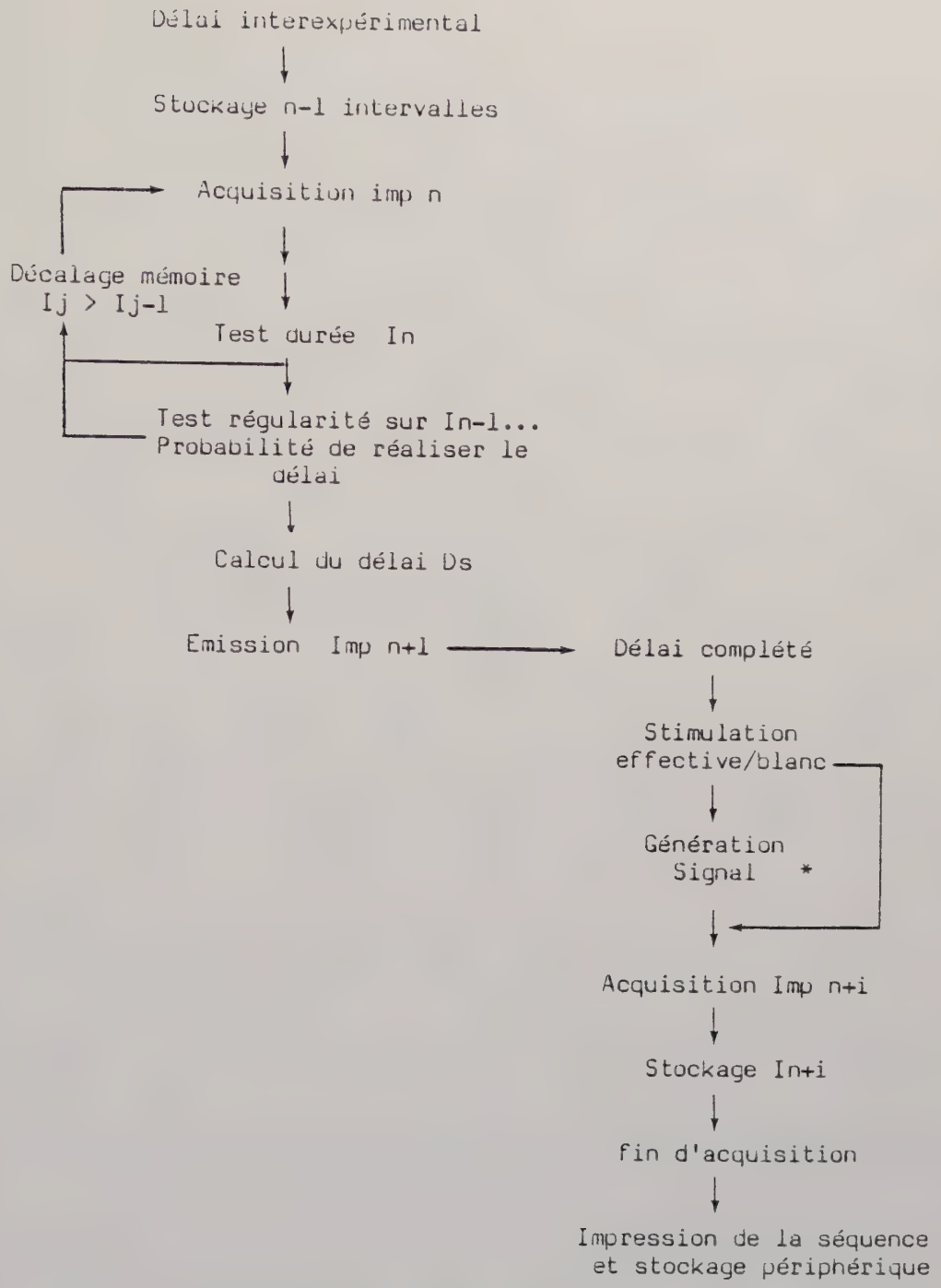


Schéma 8 : Schéma de l'installation expérimentale et du contrôle.
Partie haute : le poisson placé dans l'enceinte expérimentale peut être observé par le systéme caméra-moniteur dans le cas où l'ensemble médian est placé hors de la chambre expérimentale.
Partie médiane : le terminal, l'oscilloscope, le moniteur vidéo et les générateurs de mise en forme permettent le contrôle de l'expérience et la commande de l'ordinateur.
Partie basse : Ordinateur DEC LAB8e dialoguant en ligne avec le poisson et l'expérimentateur au travers des interfaces (H, DK8E et G, VC8E) et ses périphériques de stockage (D, RK8E) et d'impression de données.



* opération durant laquelle une Imp n+1 ne peut être prise en compte.

Schéma 9 : Diagramme de déroulement d'une expérience de stimulation avec un signal unique.

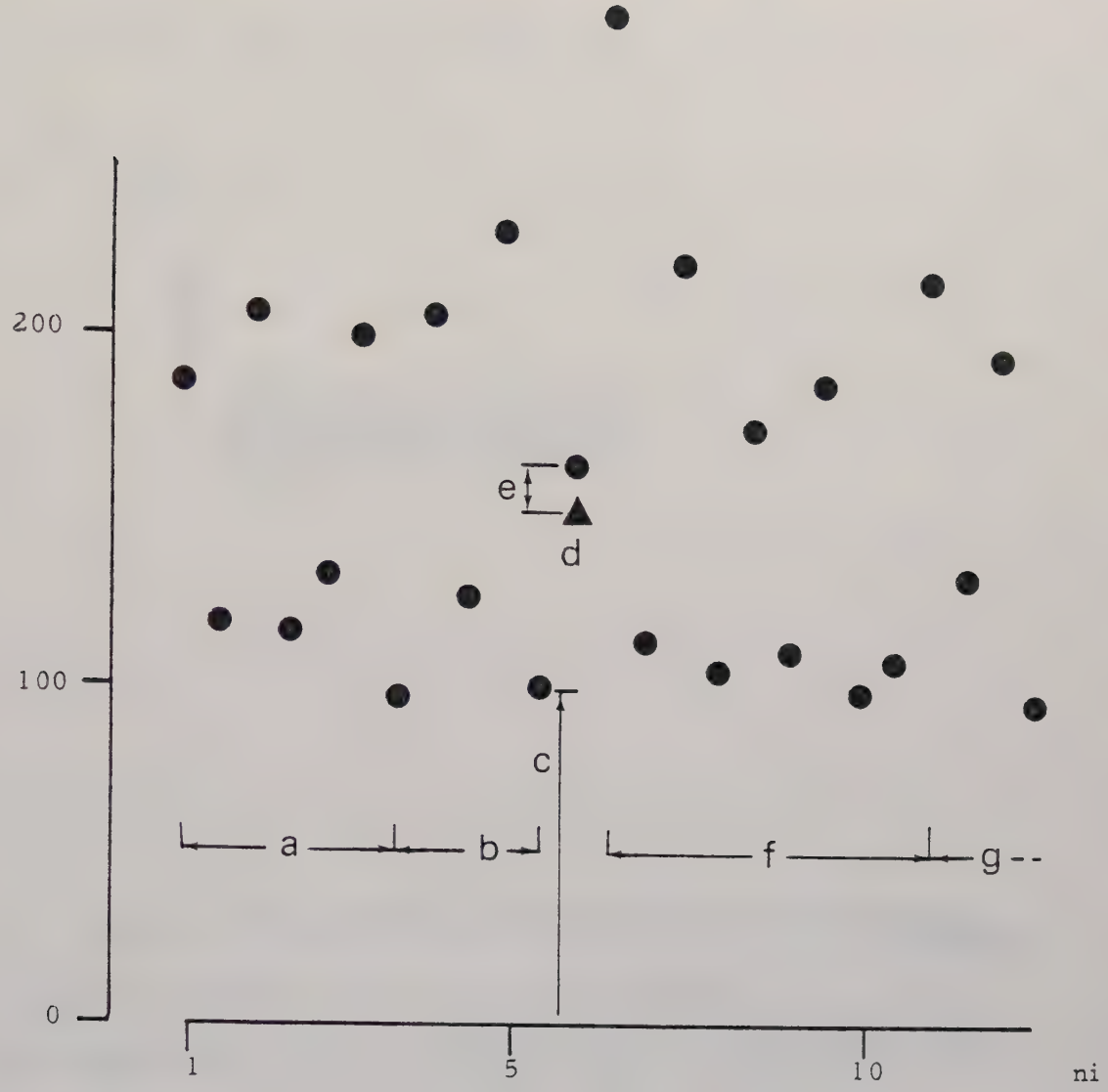
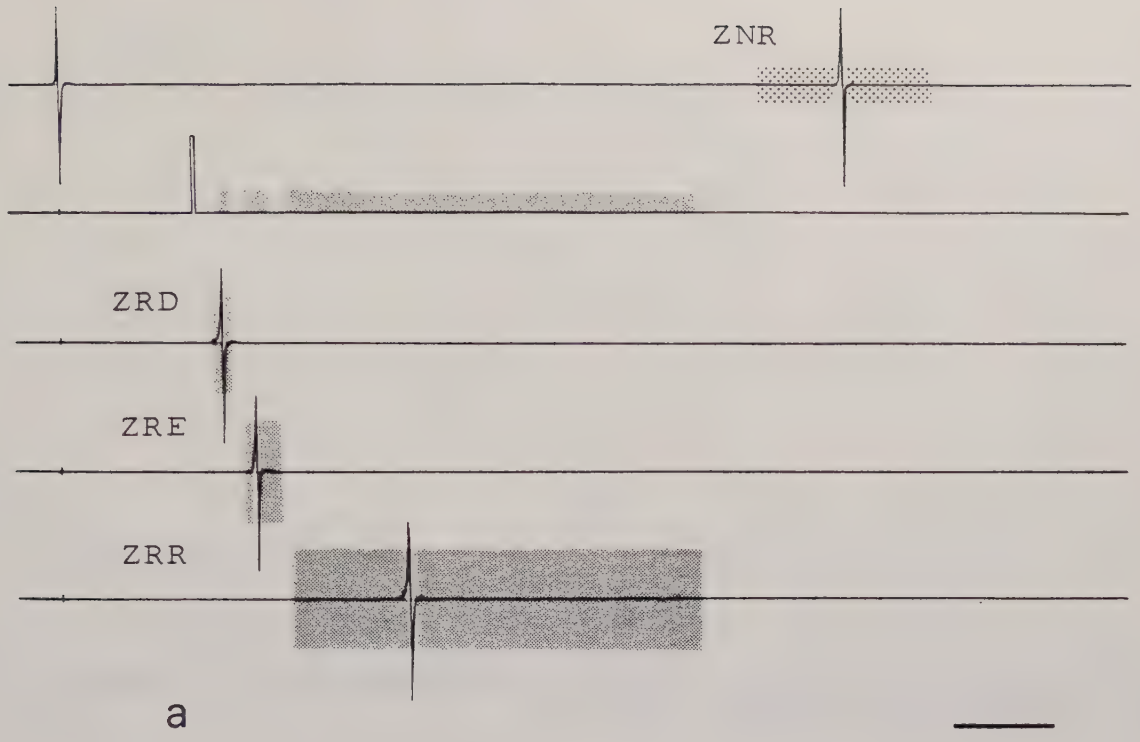


Schéma 10 : Données expérimentales conservées pour l'analyse des réponses. Représentation séquentielle (cf.sch.4a) d'une expérience avec stimulation.
a-période de contrôle; b-intervalles contrôlés conservés; c-choix de l'intervalle; d-stimulation; e-latence de réponse; f-intervalles poststimulus conservés; g-périodes moyennes (par 10intervalles) éventuellement conservées.

Schéma 11 : Schématisation des différentes réponses électrogènes et zones temporelles caractéristiques.
Représentation brute d'un intervalle et zones temporelles définies par l'occurence d'un signal exogène.

a=Réponses de précession
ZRD, zone de réponse directe,RD
ZRE, zone de réponse écho,RE
ZRR, zone des réponses rapides,RR
ZNR, zone de probabilité d'apparition d'une impulsion sans stimulation.
Echelle=20ms

b=Réponses de suspension
ZRS, zone des réponses par décalage
ZRP, zone des réponses par pauses
ZRA, zone des réponses d'arret, s.s.
Echelle=200ms


ZNR
ZRD
ZRE
ZRR
a

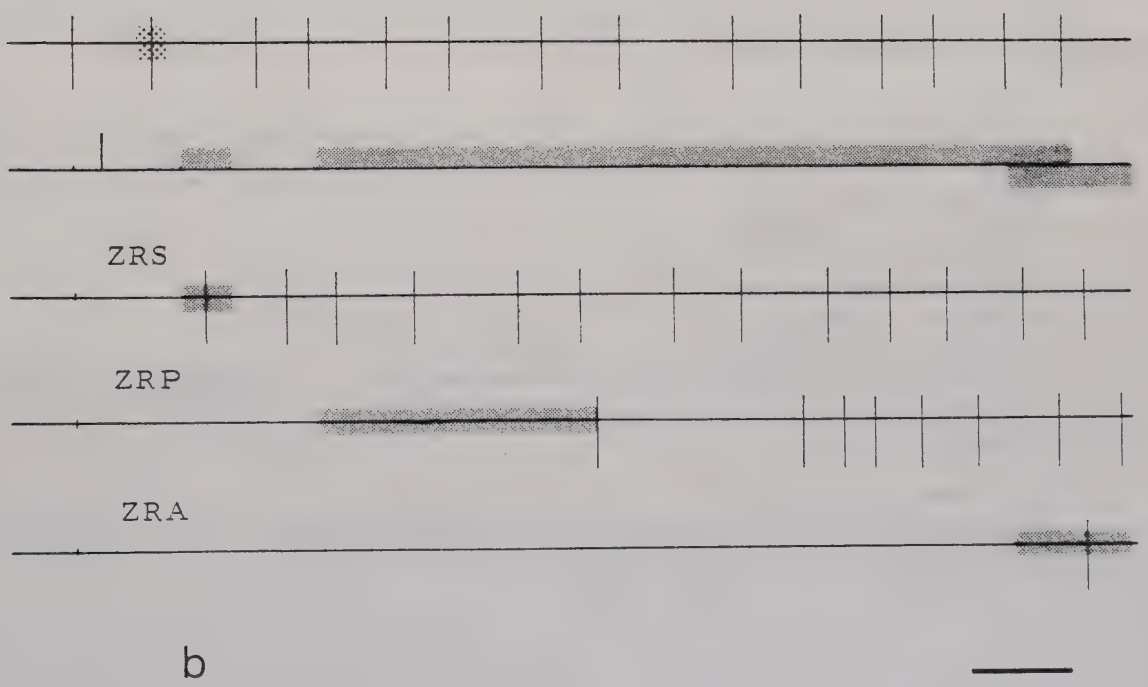

ZRS
ZRP
ZRA
b

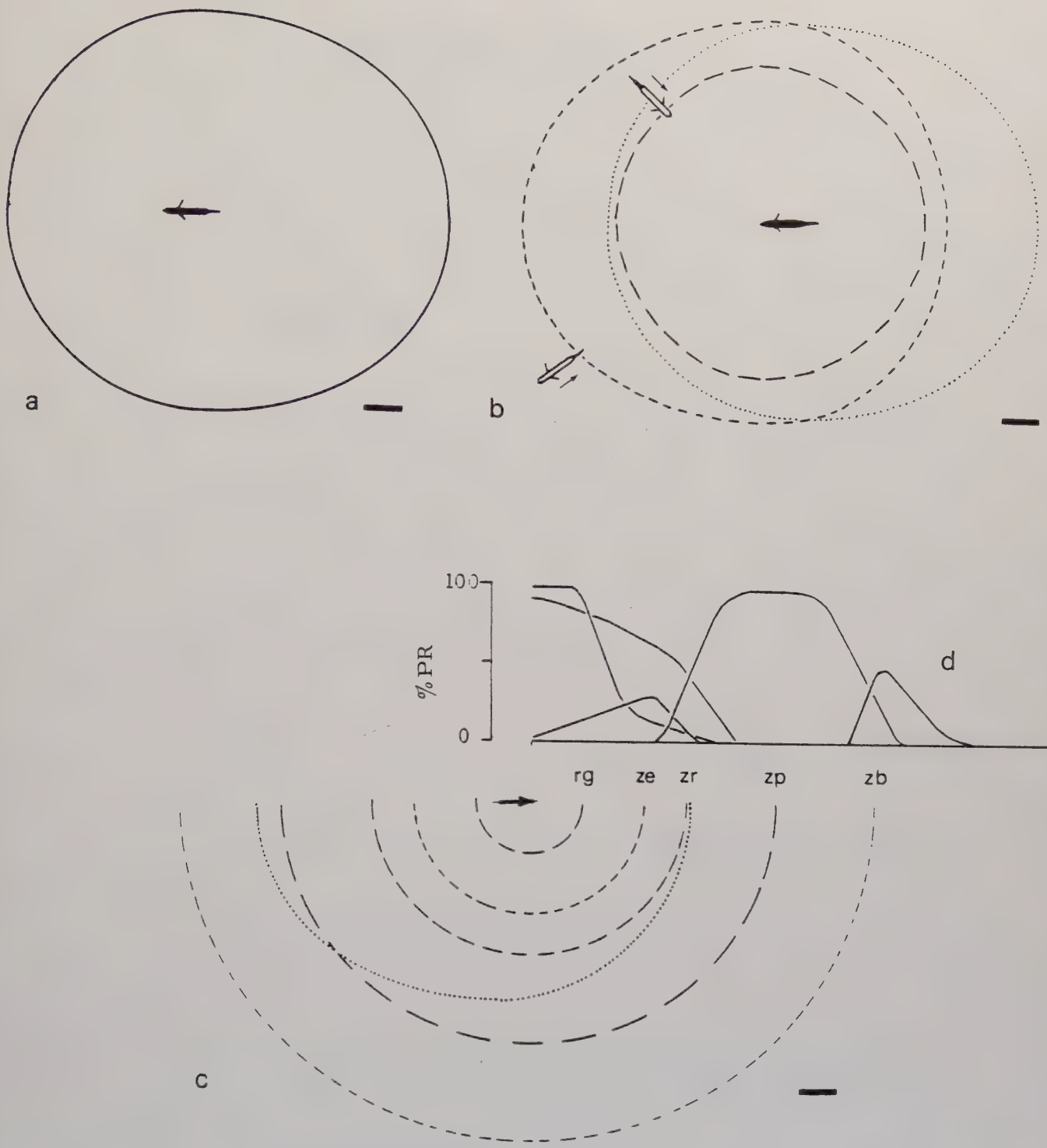
Schéma 12 : Modélisation de l'utilisation comportementale du répertoire de réponses chez un animal stabilisé.

a=Représentation spatiale dans le plan horizontal du gradient de 1mV.cm-1. L'assymétrie résulte de la position caudale du générateur et de la conductivité du corps du poisson.

b=zônes de nuisance provoquée par l'approche d'un congénère. Tiretés longs : approche frontale; tiretés courts : approche à reculons.

c=Distribution des zônes spatiales dans lesquelles l'émission d'un signal exogène détermine avec la probabilité la plus élevée une réponse caractéristique.
zb-zône de réponse par une bouffée
zp-zône de réponse par pause
zr-zône de réponse rapide
ze-zône de réponse écho
rg-zône de déclenchement d'une régularisation
Les probabilités relatives sont indiquées par la figuration des lignes (longueur des tiretés). La courbe en pointillé délimite la zône de protection.

d=Répartitions correspondantes des probabilités des différentes réponses (%PR) au long des zônes.


a
b
100
% PR
0
d
rg
ze
zr
zp
zb
c

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Introduction

La bibliographie présentée est très spécifique. Il s'agit d'une liste de références portant sur l'ensemble des publications et les communications de ces vingt-cinq dernières années qui se rattachent de près ou de loin aux Mormyridés. On y a distingué différents domaines d'intérêt sans toutefois multiplier au maximum les précisions et annexer les mots-clés. Les domaines sont indiqués après la numérotation :

=A recouvre l'anatomie et la morphologie du système électrosensorimoteur

=C comprend les travaux relatifs aux comportements, à la biologie en général

=N implique des travaux de neurophysiologie et d'électrophysiologie centrale

=R décrit les travaux de revue sur un ensemble de travaux publiés;

=S couvre le domaine des organes électrosensoriels, structure et physiologie

=T rassemble les travaux taxonomiques et les données ichtyologiques et

faunistiques.

Cette liste ne correspond pas évidemment de façcon complète à des citations du texte; mais il m'a semblé intéressant de regrouper ces références qui sont extraites d'un fichier que j'ai constitué sur ordinateur et qui rassemble des références relatives aux poissons électriques au cours des deux derniers siècles.

BIBLIOGRAPHIE DES MORMYRIDES

100 N ALJURE,E.F. : Neuronal control mechanism of electric organ discharge in mormyridae.
Columbia University, Ph.D. Thesis 1964

101 N ALBE-FESSARD,D. et FESSARD,A. : Mise en évidence d'une réponse directe par la stimulation d'organes électriques chez deux espèces de Mormyridés.
C.r.Acad.Sci.,Paris 284, 3624-3626 1959

102 C ALTMANN,G. und JAGER,U. : Neues Verfahren zur Registrierung der Entladungen des elektrischen Organs von Gnathonemus petersii.
Experientia 28, 870 1972

103 A BARETS,A. et SZABO,T. : Ultrastructure des cellules sensorielles des Mormyromastes de Gnathonemus petersii et de leur appareil synaptique.
J.Microscopie 3, 85-90 1964

104 A BARETS,A. et SZABO,T. : Ultrastructure des cellules sensorielles de certains récepteurs du système latéral chez Gnathonemus.
Prague: 3rd European Conference on Electron Microscopy 327 1964

105 C BASSLER,G., HILBIG,R. und RAHMAN,H. : Untersuchungen zur circadianen rhythmyk der elektrischen und motorischen aktivitat von Gnathonemus petersii (Mormyridae, PISCES)
Z.Tierspsychol. 49, 156-163 1979

106 C BAUER,R. : High electrical discharge frequency during aggressive behaviour in a mormyrid fish, Gnathonemus petersii
Experientia 28, 669 1972

107 C BAUER,R. : Electric organ discharge activity of resting and stimulated Gnathonemus petersii (mormyridae).
Behav. 50, 306-323 1974

108 C BAUER,R. et KRAMER,B. : Relation entre le comportement agressif du mormyridé Gnathonemus petersii et sa décharge électrique.
J.Physiol.,Paris 67(2), 240-241a 1973

109 C BAUER,R. and KRAMER,B. : Agonistic behaviour in mormyrid fish : latency-relationship between the electric discharges of Gnathonemus petersii and Mormyrus rume.
Experientia 30, 51-52 1974

110 C BELBENOIT,P. : Le rôle dé la decnarge électrique dans la localisation d'objets en milieu aqueux chez les mormyridés.
J.Physiol.,Paris 59, 344-345 1967

111 C BELBENOIT, P.: Le rôle de la décharge électrique chez les Mormyridae et les Torpedinidae.
Thèse du 3ème cycle, Paris 1969

112 C BELBENOIT,P. : Conditionnement instrumental de l'électroperception chez Gnathonemus petersii.
Z.vergl.Physiol. 67, 192-204 1970

113 C BELBENOIT,P. : Détermination de la distance maximale d'électroperception des objets chez les mormyridés.
J.Physiol.,Paris 62(3), 344 1970

114 C BELBENOIT,P. : Relations entre la motricité et la décnarge électrique chez les Mormyridae (Teleostei)
J.Physiol.Paris 65(2), 197a 1972

115 C BELBENOIT, P., MOLLER, P., SERRIER, J., CROCKETT, D., PFEIFFER, C., RANKIN, C., SENCHYNA, M.: Daily locomotor activity rhythms of the Ivindo river mormyridae (Pisces)
Neurosc.Letters 7, s.224 1981

116 R BELL,C.C. : Central nervous system physiology of electroreception, a review.
J.Physiol.,Paris 75, 361-379 1979

117 A BELL,C.C. : Destinations of afferents and sources of efferents in VIIIth nerve branches of mormyrid fish.
Soc.Neurosci.Abstr. 5, 139 1979

118 A BELL,C.C. : Some connections of octavolateral medullary centers in a mormyrid fish. In: Hearing and Sound communication in Fishes.(Tavolga,W.N., Popper,A.N. and Fay,R.R., eds.)
Berlin,New York : Springer 1981

119 A BELL,C.C. : Central distribution of octavolateral afferents and efferents in a teleost (Mormyridae).
J.Comp.Neurol. 195, 391-414 1981

119b N BELL,C.C. : An efference copy modified by reafferent input.
Science, 214, 450 1981

119c N BELL,C.C. : Properties of a modifiable efference copy in an electric fish.
J.Neurophysiol., 47, 1043-1056 1982

120 N BELL,C.C. and RUSSELL,C.J. : Responses to the electric organ discharge and command signal in the mormyrid lateral line lobe.
7th International Neurobiology meeting, Goettingen, 1975

121 A BELL,C.C. and RUSSELL,C.J. : Termination of tonic electroreceptors in lateral line lobe of mormyrids.
Neuroscience Abstracts, 2, 177 1976

122 A BELL,C.C. and RUSSELL,C.J. : Anatomical studies on afferent and efferent connections of the mormyrid acousticolateral area.
Neuroscience Abstracts, 3, 89 1976

123 A BELL,C.C. and RUSSELL,C.J. : Termination of electroreceptor and mechanical lateral line afferents in the mormyrid acousticolateral area.
J.Comp.Neurol. 182, 367-382 1978

124 N BELL,C.C. and RUSSELL,C.J. : Effect of electric organ discharge on ampullary receptors in a mormyrid.
Brain Res. 145, 85-96 1978

125 C BELL,C.C., MYERS,J.P. and RUSSELL,C.J. : Electric organ discharge patterns during dominance related behavioral displays in Gnathonemus petersii (Mormyridae).
J.comp.Physiol. 92, 201-228 1974

126 C BELL,C.C., BRADBURY,J.and RUSSELL,C.J. : The electric organ of a mormyrid as a current and voltage source
J.comp.Physiol. 110, 65-158 1976

127 A BELL,C.C., FINGER,T.E. and RUSSELL,C.J. : Central connections of the posterior lateral line lobe in mormyrid fish.
Exp.Brain Res. 42, 9-22 1981

128 R BENNETT,M.V.L. : Modes of operation of electric organs.
Ann.N.Y.Acad.Sci. 94, 458-509 1961

129 R BENNETT,M.V.L. : Electroreceptors in Mormyrids.
Symp.Quant.Biol. 30, 245-262 1965

130 R BENNETT,M.V.L. : Physiology of electrotonic junctions.
Ann.N.Y.Acad.Sci. 137, 509-539 1966

131 R BENNETT,M.V.L. : Neural control of electric organs. In: The Central Nervous System and Fish Behavior. (Ingle,D.,ed.) pp.147-169
Chicago: Chicago University Press 1967

132 R BENNETT,M.V.L. : Mechanisms of electroreception. In: Lateral Line Detectors. (Cahn,P.H.,ed.) pp.313-393
Bloomington,Ind.: Indiana University Press 1967

133 R BENNETT,M.V.L. : Comparative physiology : Electric organs
An.Rev.Physiol. 32, 471-528 1970

134 R BENNETT M.V.L. : Electric organs. In: Fish Physiology. v, (Hoar W.S., Randall D.J., eds.) pp.347-491
New York and London : Academic Press 1971

135 R BENNETT,M.V.L. : Electroreception. In: Fish Physiology. (Hoar,W.S. and Randall,D.J.,eds.) pp.493-574
New York: Academic Press 1971

136 N BENNETT,M.V.L. and GRUNDFEST,H. : Studies on the morphology and electrophysiology of electric organs.III. Electrophysiology of electric organs in mormyrids. in: Bioelectrogenesis, 113-135 (Chagas C., Paes de Carvalho A. eds.).
Amsterdam, Elsevier 1961

137 N BENNETT,M.V.L. and STEINBACH,A.B. : Influence of electric organ control system on electrosensory afferent pathways in Mormyrids. In: Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development. (Llinàs,R.,ed.) pp.207-214
Chicago: Am.Med.Assoc. 1969

138 N BENNETT,M.V.L., PAPPAS,G.D., ALJURE,E. and NAKAJIMA,Y. : Physiology and ultrastructure of electrotonic junction.ii. Spinal and medullary electromotor nuclei in Mormyrid fish.
J.Neurophysiol. 30, 180-208 1967

139 T BLACHE,J. : Les poissons du bassin du Tchad et du bassin adjacent du Mayo-kebbi.
Paris, Mem.O.R.S.T.O.M. , 4, 1-483 1964

140 C BOUDINOT,M. : Contribution à l'étude des caractéristiques électriques de l'organe effecteur de Gnathonemus petersii.
Paris, Mem. C.N.A.M., 1972

141 R BULLOCK,T.H. : Species differences in effect of electroreceptor input on electric organ pacemakers and other aspects of behavior in electric fish.
Brain Behav.Evol. 2, 85-118 1969

142 R BULLOCK,T.H. : Sensitivity of electroreceptors in neurosciences.
Res.Prog.Bull. 8, 504-505 1970

143 R BULLOCK,T.H. : Seeing the world through a new sense : electroreception in fish.
Amer.Scientist 61, 316-325 1970

144 R BULLOCK,T.H. : What is the interest for general neurophysiology of electroreception in certain fishes?
J.Physiol.,Paris 75, 315-317 1979

145 N BULLOCK,T.H. and CHICHIBU,S. : Further analysis of sensory coding in electroreceptors of electric fish.
Proc.nat.Acad.Sci.(Wash.) 54, 422-429 1965

146 C CORBET,P. : The food of non-cichlid fishes in the lake Victoria basin, with remarks on their evolution and adaptation to lacustine conditions.
Proc.zool.Soc.Lond., 136, 1-101 1961

147 A COUTEAUX, R. et SZABO, T.: Siège de la jonction nerf-électroplaque dans les organes électriques à électroplaques pédiculées.
C.R.Acad.Sci., Paris, 248, 457-460 1959

148 A DAGET,J. : Alevins de Mormyrus rume, C.V.
Bul.Soc.zool.Fr. 83, 203-204 1958

149 A DAGET,J. : Fusion entre le palatocarré et le neurocrane chez Hyperopisus bebe.
Bull.Soc.zool.Fr. 85, 115-119 1960

150 A DAGET,J. et d'AUBENTON,F. : Morphologie du chondrocrane de Mormyrus rume.
Bull.I.F.A.N. 22, 1013-1052 1960

151 C De FAZIO A. : Object discrimination in the weakly electric fish Gnathonemus petersii.
Ph.D.Thesis City University of New York, 1979

152 S DENIZOT, J.P.: Etude histochimique des mucopolysaccharides des récepteurs cutanés spécifiques de quelques poissons électriques à faible décharge
Thèse de 3ème cycle, Paris 1970

153 S DENIZOT,J.P. : Etude histochimique comparée des mucopolysaccharides des organes récepteurs de type ampullaire de certains poissons électriques à faible décharge : Gnathonemus petersii (Mormyridae), Gymnotus carapo (Gymnotidae) et Gymnarchus niloticus (Gymnarchidae).
Histochemie 23, 82-90 1970

154 S DENIZOT,J.P. : Etude histochimique des mucopolysaccharides du Mormyromaste (type II de Cordier) chez Gnathonemus petersii.
Histochemie 28, 305-315 1971

155 S DENIZOT, J.P.: Enzyme activity during the metabolism of glycogen.I.Demonstration of phosphorylases in the sensory cells of the tuberous organ of Gnathonemus petersii (Mormyridae). Histochemical and ultrastructural methods.
Histochem., 45, 319-329 1975

156 S DENIZOT, J.P.: Recherche d'activités enzymatiques participant au ,étabolisme du glycogène dans les cellules sensorielles de l'organe tubéreux de Gnathonemus petersii (Mormyridés). Etude histochimique et ultrastructurale.
Ann.Histochim., 21,(1) 19-22 1976

157 S DENIZOT, J.P.: Contribution à l'étude cytochimique des organes sensoriels cutanés spécifiques des mormyridés
Thèse, Paris VI 1977

158 S DENIZOT, J.P.: Cytochemical localisation of ATPases in electroreceptor organs of Gnathonemus petersii (Mormyridae)
Proc.I.U.P.S., 13, 178 1977

159 S DENIZOT, J.P.: Adenosine triphosphatases (ATP-A) on sensory cell plasmic memoranes of tuberous organs (electroreceptors) of Gnathonemus petersii (Mormyridae). Cytochemical study.
Cell. and Mol. Biol., 26, 653-662 1980

160 S DENIZOT, J.P.: Adenosine triphosphatases in electroreceptor organs (Ampullary organs and Mormyromasts) of Gnathonemus petersii Mormyridae.
The Histochem.J. (sous presse)

161 S DENIZOT, J.P. et DERBIN, C.: Etude ultrastructurale des polysaccharides de la cellule sensorielle du "Knollenorgan" de Gnathonemus petersii (Mormyridae).
Bull.Ass.Anat., 57, no 157 1973

162 S DENIZOT, J.P.et DERBIN, C.: Influence de fixateurs dans l'étude cytochimique des polysaccharides d'un électrorécepteur (mormyromaste) des Mormyridae (Téléostéens)
Bull.Ass.Anat. Liège, 58, 162 1974

163 S DENIZOT, J.P. and DERBIN, C.: Cytochemistry and distribution of polysaccharides in an electroreceptor: the tuberous organ of Gnathonemus petersii (Mormyridae)
Histochem., 43, 147-160 1975

164 A DENIZOT,J.P., KIRSCHBAUM,F., WESTBY,G.W.M. and TSUJI,S. : The larval electric organ of the weakly electric fish Pollimyrus (Marcusenius) isidori (Mormyridae).
J.Neurocytol. 7, 165-181 1978

165 A DENIZOT, J.P., KIRSCHBAUM, F., WESTBY, G.W.M., TSUJI, S.: On the development of the adult electric organ in mormyrid fish (with special focus on the innervation)
J. Neurocytologie sous presse

166 S DERBIN, C.: Ultrastructure of the ampullary receptor organs in a Mormyrid fish, Gnathonemus petersii III.
J.Ultrastr. Res., 46, 254-267 1974

167 S DERBIN, C.; Les organes spécifiques des poissons électriques. Contribution à l'étude cytologique et cytochimique
Thèse de Doctorat d'état , Paris 1974

168 S DERBIN, C. et SZABO, T.: L'ultrastructure des cellules sensorielles et des cellules accessoires du "Knollenorgan" d'un Mormyridé, Gnathonemus petersii
C.R.Acad.Sci., Paris, 265, 1211-1214 1967

169 S DERBIN, C. and SZABO, T.:Ultrastructure of an electroreceptor (Knollenorgan) in the Mormyrid fish, Gnathonemus petersii. I.
J.Ultr.Res., 22, 469-484 1968

170 S DERBIN, C., ROTH, A. et SZABO, T.: Lieu d'origine du potentiel récepteur des organes bulbeux déterminés par des méthodes de dégénérescence et d'électrophysiologie
J.Physiol., 59, 390 1967

171 T DURAND,J.R. : Les peuplements ichtyologiques de l'El Beid.
I-cah.O.R.S.T.O.M.,ser.Hydrobiol.,vol iv 1, 3-26 1970
II-cah.O.R.S.T.O.M.,ser.Hydrobiol.,vol.v 2, 147-159 1971

172 T DURAND,J.R., FRANC,J. et LOUBENS,G. : Clefs longueurs-poids pour 58 espèces de poissons du bassin du lac tchad
O.R.S.T.O.M. N'Djamena 1973

173 N ENGER, P.S., LIBOUBAN, S., SZABO, T.: Fast conducting electrosensory pathway in the mormyrid fish Gnathonemus petersii
Neurosc. Letters, 2 no 3, 127-133 1976

174 N ENGER, P.S., LIBOUBAN, S., SZABO, T.: Rhombo-mesencephalic connections in the fast conducting electrosensory system of the mormyrid fish, Gnathonemus petersii. An HRP study.
Neurosc. Letters, 3, 239-244 1976

175 N FAVERGER, M.H.: La proprioception chez un téléostéen (Momryidae) avec une note sur les effets neurophysiologiques d'un anesthésique (MS 222)
Thèse de 3ème cycle Paris VI 1982

176 R FESSARD,A. : Les organes électriques. in: Traité de Zoologie, (Masson et cie, ed.) pp. 1143-1238
Paris 1958

177 S FESSARD,A. et SZABO,T. : Effets des variations de température sur l'activité de certains récepteurs des Mormyres.
C.r.hebd.Séanc.Acad.Sci. 254, 2084-2085 1962

178 R FESSARD, A. and SZABO, T.: Peripheral mechanisms of electroreceptors in Teleosts. In: Electroreceptors and other specialised receptors in lower vertebrates. Handbook of Sensory Physiology III/3 (Fessard,A. ed.) pp.59-124
Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York 1974

179 A FINGER,T.E., BELL,C.C. and RUSSELL,C.J. : Electrosensory pathways to the valvula cerebelli in mormyrid fish.
Exp.Brain Res. 42, 23-33 1981

180 C GALLON,R.L., MANDRIOTA,F.J. and THOMPSON,R.L. : Effect of temperature and shock on electric organ discharge rate in Gnathonemus.
75th ann.convention APA, 131-132, 1967

181 T GERY,J. : Poissons du bassin de l'Ivindo. IV- Notes sur la nomenclature des mormyridae.
Biol.Gab. t.iv,1, 73-151 1968

182 C GORDON,L., JONHSON,K. and MOLLER,P. : Patterns of spatial distribution and locomotor activity in groups of weakly electric fish Gnathonemus petersii (Mormyridae).
Am.Zool. 13,(4) 19 1973

183 A GOSSE,J.P. et SZABO,T. : Variation morphologique et fonctionnelle de l'organe électrique dans une même espèce de Mormyridé.
C.r.Séanc.Soc.Biol. 251, 2791-2793 1960

184 C GOSSE,J.P. : Le milieu aquatique et l'ecologie des poissons dans la region du Yangambi.
Ann.Mus.roy.Afr.centrale-zool. 116, 113-270 1963

185 R GRUNDFEST,H. : Electric fishes.
Sci.Amer. (oct.) 115-124 1960

186 N HAGIWARA,S. and MORITA,H. : Coding mechanisms of electroreceptor fibers in some electric fish.
J.Neurophysiol. 26, 551-567 1963

187 C HARDER,W. : Die Beziehungen zwischen Elektrorezeptoren, elektrischen Organ, Seitenlinien-organen und Nervensystem bei den Mormyridae (Teleostei, Pisces).
Z.vergl.Physiol. 59, 272-318 1968

188 C HARDER,W. : Nachweis aktiver elektrischer Ortung bei Mormyriden.
Z.Tierspsychol. 30, 94-102 1972

189 C HARDER,W., SCHIEF,A. und UHLEMANN,H. : Zur Funktion des elektrischen Organs von Gnathonemus petersii (Gthr.1862)(Mormyriformes, teleostei).
Z.vergl.Physiol. 48, 302-331 1964

190 C HARDER,W., SCHIEF,A. und UHLEMANN,H. : Zur Empfindlichkeit des schwachelektrischen Fisches Gnathonemus petersii (Gthr.1862) (Mormyriformes, Teleostei) gegenuber elektrischen Feldern.
Z.vergl.Physiol. 54, 89-108 1967

191 A HAUGEDE-CARRE, F.: Neuroanatomy and neuromorphogenesis of cerebellum in mormyrid fish Pollimyrus
Proc. I.U.P.S., 13, 112 1977

192 A HAUGEDE-CARRE, F.: Etude du développement morphogénique du cervelet de Pollimyrus (Mormyridae, Teleostei)
Stage D.E.A., Université Paris VI 1977

193 A HAUGEDE-CARRE, F., KIRSCHBAUM, F., SZABO, T.: On the developpement of the gigantocerebellum in the mormyrid fish Pollimyrus (Marcusenius) isidori
Neurosc. Letters, 6, 209-213 1977

194 A HAUGEDE-CARRE, F.: The mesencephalic exterolateral posterior nucleus of the mormyrid fish Brienomyrus niger: efferent connections studied by the HRP method.
Brain Res., 178, 179-184 1979

195 A HAUGEDE-CARRE, F.: Contribution à l'étude des connexions du torus semicircularis et du cervelet chez certains mormyridés
Thèse de 3ème cycle, Paris 1980

196 A HAUGEDE-CARRE, F.: The mormyrid mesencephalon.II.The medio-dorsal nucleus of the torus semicircularis: afferent and efferent connections studied with HRP method.
Brain Res. in press 1982

197 A HAUGEDE-CARRE,F., SZABO,T. and KIRSCHBAUM,F. : Development of the gigantocerebellum of the weakly electric fish Pollimyrus.
J.Physiol.,Paris 75, 381-395 1979

198 C HEILIGENBERG,W. : Electrolocation and jamming avoidance in the mormyrid fish Brienomyrus.
J.comp.Physiol. 109, 357-372 1976

199 R HEILIGENBERG,W. : Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. A neuroethological approach. In: Studies of brain function, Vol.1 (Braitenberg,V.,ed.) 85 pp.
Berlin, Heidelberg, New York : Springer 1977

200 C HEYMER,A. und HARDER,W. : Erstes Auftreten der elektrischen Entladungen bei einem jungen Mormyriden.
Naturwissenchaften 62, 489 1975

201 R HOPKINS,C.D. : Electric communication. in: How animals communicate (Sebeok,T., ed.) pp.263-289
Bloomington: Indiana University Press 1977

202 C HOPKINS,C.D. : Evolution of electric communication channels of mormyrids.
Behav.Ecol.Sociobiol. 7, 1-13 1980

203 N HOPKINS,C.D. : Functions and mechanisms in electroreception. in: The central nervous system of teleost fish. (Northcutt,G. & David,R., eds.)
Ann Arbor: Michigan University Press 1980

204 N HOPKINS,C.D. and BASS,A.H. : Temporal coding of species recognition signals in an electric fish.
Science 212, 85-157 1981

205 A ILES,R.B. : External sexual differences and their significance in Mormyrus kannume, Forskal 1775
Nature lond. 188,(4749) 516 1960

206 C JAGER,U. : Geruchsrezeption und Entladungsaktivitat bei dem schwachelektrischen Fisch Gnathonemus petersii (Gthr.1862) (Mormyridae, Teleostei).
These Saarbrucken 1974

207 C KEMMER,W. : Haltung und Verhaltenweisen Einiger elektrischer Fische aus der Familie der Mormyridae.
Datz 5, 146-148 1967

208 C KEMMER,W., BAUMANN,B. und ALTMANN,G. : Impulsratenanalyse der Entladungen des schwachelektrischen Fisches Gnathonemus petersii zur Feststellung seiner lang- und kurzzeitperiodik unter dem Einfluss ausserer Zeitgeber.
Verh.Dtsch.zool.Ges. 34, 287-291 1970

209 A KIRSCHBAUM,F. : Electric organ ontogeny : Distinct larval organ precedes the adult organ in weakly electric fish.
Naturwissenchaften 64, 387 1977

210 S KIRSCHBAUM,F. et DENIZOT,J.P. : Sur la différenciation des électrorécepteurs chez Marcusenius sp. (Mormyridés) et Eigenmannia virescens (Gymnotidés), poissons électriques à faible décharge.
C.R.Acad.Sc.Paris, 281, 419-422 1975

211 C KIRSCHBAUM,F. and WESTBY,G.W.M. : Development of the electric discharge in Mormyrid and Gymnotid fish (Marcusenius sp. and Eigenmannia virescens).
Experientia 31, 1290-1293 1975

212 A KIRSCHBAUM,F., DENIZOT,J.P. and TSUJI,S. : On the electromotoneurones of both electric organs of Pollimyrus isidori (Mormyridae, Teleostei).
J.Physiol.,Paris 75, 429-433 1979

213 C KRAMER,B. : Electric organ discharge interaction during interspecific agonistic behaviour in freely swimming mormyrid fish. A method to evaluate two (or more) simultaneous time series of events with a digital analyser.

J.comp.Physiol. 93, 203-235 1974

214 C KRAMER,B. : Electric signalling during aggressive behaviour in Mormyrus rume (Mormyridae, teleostei).
Naturwissenschaften 63, 48 1976

215 C KRAMER,B. : Flight-associated discharge pattern in a weakly electric fish Gnathonemus petersii (Mormyridae, Teleostei).
Behav. 59, 88-95 1976

216 C KRAMER,B. : Kommunikation bei schwachelektrischen Fischen (Gnathonemus petersii, Mormyridae) : bewirken elektrische Signale Verhaltensanderungen?
Verh.Dtsch.zool.ges.1976, 261, 1976

217 C KRAMER,B. : The attack frequency of Gathonemus petersii towards electrically silent (denervated) and intact conspecifics, and towards another mormyrid (Brienomyrus niger).
Behav.Ecol.Sociobiol. 1, 425-446 1976

218 C KRAMER,B. : Spontaneous discharge rhythms and social signalling in the weakly electric fish Pollimyrus isidori (Cuvier et Valenciennes) (Mormyridae,Teleostei)
Behav.Ecol.Sociobiol. 4, 61-74 1978

219 C KRAMER,B. : Electric and motor responses of the weakly electric fish, Gnathonemus petersii (Mormyridae), to play-back of social signals.
Behav.Ecol.Sociobiol. 6, 67-79 1979

220 N KRAMER-FEIL, U.: Analyse der sinnesphysiologischen Eigenschaften der Einheit Elektrorezeptor (Mormyromast)-sensible Faser des schwach elektrischen Fisches Gnathonemus petersii (Mormyridae, Teleostei)
Thèse, université de Francfort/Main, pp. 75 1976

221 C KRAMER,B. and BAUER,R. : Agonistic behaviour and electric signalling in a mormyrid fish, Gnathonemus petersii.
Behav.Ecol.Sociobiol. 1, 45-61 1976

222 C KRAMER,B., TAUTZ,J. and MARKL,H. : The EOD sound response in weakly electric fish.
J.comp.Physiol., 143, 435-441 1981

223 C LEWIS,R.D. and HOPKINS,C.D. : Quantitative analysis of motor and electric behavior of the mormyrid fish, Brienomyrus niger.
Anim.Behav.Soc.,Tulane 288 1979

224 A LIBOUBAN, S.:Mise en évidence de fibres longues ascendantes dans les colonnes dorsales d'un poisson téléostéen, Gnathonemus petersii
J.Physiol., 69 (2), 203a 1974

225 A LIBOUBAN, S. and SZABO, T.: Long ascending fibres in the spinal cord of a teleost fish (Gnathonemus petersii (G.p.) Mormyridae)
Exp.Brain Res. Suppl. 23, 373 1975

226 A LIBOUBAN,S. and SZABO,T.: Proprioceptive (?) systems in mormyrids.
Proc. I.U.P.S., 13, 445 1977

227 A LIBOUBAN,S. and SZABO,T.: An integration center of the mormyrid fish brain : the auricula cerebelli. An HRP study.
Neurosc. Letters, 6, 115-119 1977

228 A LIBOUBAN,S. and SZABO,T.: HRP demonstration of convergence of common and specific somatosensory afferent systems at the cerebellar auricle in teleost fish
Neurosc. Letters supl, s149 1978

229 A LIBOUBAN,S. and SZABO,T.: Valvular afferents and efferents in the cerebellum of mormyrid fish
Proc. I.U.P.S., 14, 548 1980

230 C LISSMANN,H.W. : Ecological studies on gymnotids. in: Bioelectrogenesis (Chagas,C. and Paes de Carvalho,A., eds.).
Amsterdam, Elsevier pp.215-226 1961

231 C LUCKNER,H. and KRAMER,B. : Dvelopment of a sex difference in the preferred latency response in the weakly electric fish, Pollimyrus isidori (C&V) (Mormyridae, Teleostei).
Behav.Ecol.Sociobiol. 1981

232 C MALCOLM,D.S. : Differences in the resting pattern in weakly electric electric fish Gnathonemus petersii
Bull.Ecol.Soc.Am. 53, 27 1972

233 A MALER,L. : The posterior lateral line lobe of a mormyrid fish. A Golgi study.
J.comp.Neurol. 152, 281-298 1973

234 A MALER,L., KARTEN,H.J. and BENNETT,M.V.L. : The central connections of the posterior lateral line nerve of Gnathonemus petersii.
J.comp.Neurol. 151, 57-66 1973a

235 A MALER,L., KARTEN,H.J. and BENNETT,M.V.L. : The central connections of the anterior lateral line nerve of Gnathonemus petersii.
J.comp.Neurol. 151, 67-154 1973b

236 C MANDRIOTA,F., THOMPSON,R.L. and BENNETT,M.V.L. : Classical conditioning of electric organ discharge rate in mormyrids.
Science 150, 1740-1742 1965

237 C MANDRIOTA,F., THOMPSON,R.L. and BENNETT,M.V.L. : Avoidance conditioning of the rate of electric organ discharge in mormyrid fish.
Anim.Behav. 16, 448-455 1968

238 T MATTHES,H. : Les poissons du lac Tumba et de la region d'Ikela.
Ann.Mus.roy.Afr.centrale-zool. 126, 1-204 1964

239 C MEYER-HOLZAPFEL,H. : Über das Spiel bei Fischen insbesondere beim Tapirrussetfisch (Mormyrus kannume, Forskal).
Zool.Gart. Lpz. 25, 189-202 1960

240 C MINKOFF,L.A., CLARK,W.L. and SACHS,H.G. : Interspike interval analysis of the discharge of a weakly electric mormyrid fish.
Am.zool. 7, 131 1967

241 C MOHRES,F.P. : Elektrische Entladungen im Dienste der Revieraugrenzung bei Fischen.
Naturwissenschaften 44, 431-432 1957

242 R MOHRES,F.P. : Die elektrischen Fische.
Natur und Volk 91, 1-13 1961

243 C MOLLER,P. : Effets des stimuli electriques sur l'activite spontanee de l'organe electrique d'un mormyre (Gnathonemus niger).
J.Physiol.,Paris 61(2), 354 1969

244 C MOLLER,P. : Ein Beitrag zur Frage nach der Kommunikation unter schwachelektrischen Fischen (Gnathonemus moori, Mormyridae).
Verh.Dtsch.zool.Ges. 33, 482-489 1969

245 C MOLLER,P. : Modifications dé la decharge électrique d'un mormyre (Mormyridae,Pisces) en réponse à des stimuli électriques de différentes fréquences.
J.Physiol.,Paris 61(1), 153 1969

246 C MOLLER,P. : 'Communication' in weakly electric fish, Gnathonemus niger (Mormyridae).I.Variation of electric organ discharge (EOD) frequency elicited by controlled electric stimuli.
Anim.Behav. 18, 768-786 1970

247 C MOLLER,P. : The electric organ response of a weakly electric fish (Marcusenius brachyistius) to discharge patterns of another electric fish.
Am.Zool. 10, 68 1970

248 C MOLLER,P. : Elektrische Signale bei Fischen.
Umschau 73 11, 342-343 1973

249 C MOLLER,P. : Electric signals and schooling behaviour in a weakly electric fish Marcusenius cyprinoides L.(Mormyriformes).
Science 193, 697-699 1976

250 R MOLLER,P. : Electroreception and the behaviour of mormyrid electric fish.
TINS 3, 105-109 1980

251 R MOLLER,P. :
Oceanus 23,3 44-54 1980

252 C MOLLER,P. and BAUER,R. : 'Communication' in weakly electric fish, Gnathonemus petersii,(Mormyridae).II. Interaction of electric organ discharge activities of two fish.
Anim.Behav. 21, 501-512 1973

253 C MOLLER,P. and SERRIER,J.: Specificity of electric organ discharge in social spacing of mormyrid fish.
Proc. I.U.P.S., 14, 591 1980

254 C MOLLER and P.,SZABO, T.: Lesions in the nucleus mesencephali exterolateralis: Effects on electrocommunication in the mormyrid fish Gnathonemus petersii (Mormyriformes)
J.comp.Physiol. 144, 327-333 1981

255 C MOLLER,P., SERRIER,J., BELBENOIT,P. and PUSH,S. : Notes on etnology and ecology of the Swashi river mormyrids (Lake Kainji, Nigeria).
Behav.Ecol.Sociobiol. 4, 357-368 1979

256 C MOLLER, P., SERRIER, J., SQUIRE, A.: Spacing and aggregation in mormyrid fish.
Neurosc. Letters Sup3, s60 1979

257 C MOLLER, P., SERRIER, J., SQUIRE, A., BOUDINOT, M.: Social spacing in the mormyrid fish Gnathonemus petersii (Pisces): A multisensory approach.
Anim. Behav. 30, 641-650 1982

258 A MYERS,G.S. : The mormyrid genera Hippopotamyrus and Cyphomyrus.
Stanf.Ichth.Bull. 7(4), 443-445 1960

259 C NAWAR,G. : Observations on the breeding of six members of the Nile Mormyridae.
Ann.Mag.nat.Hist.(13) 2,(20) 493-504 1959

260 C NAWAR,G. : A study of the fecundity of the Nile mormyrid Hyperopisus bebe Lacépède.
Ann.Mag.nat.Hist.(13) 2,(22) 603-606 1960

261 A NAWAR,G. : Observations on the brain of two members of the Nile Mormyridae.
Nytt Mag.Zool. 10, 63-66 1961

262 A NELSON,E.M. : The morphological relationships of the lateral line nerve in certain "electric fishes".
Copeia (2) 130-134 1960

263 A NIEUWENHUYS,R. and NICHOLSON,C. : A survey of the general morphology, the fiber connections and the possible functional significance of the gigantocerebellum of mormyrid fishes. In: Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development. (Llinàs,R.,ed.) pp.107-134
Chicago: Am.Med.Assoc. 1969

264 C OKEDI,J. : The biology and habits of the mormyrid fishes : Gnathonemus longibarbis Hilgeng., Marcusenius grahami Norman, Marcuse- nius nigricans Blgr., Petrocephalus catostoma Gthr.
Rep.E.Afr.freshwat.Fish.Res.Org. 1964 (F) 58-66 1965

265 C OKEDI,J. : Some aspects of the commercial fishery of the Mormyrids with special references to the smaller species.
Rep.E.Afr.freshwat.Fish.Res.Org. (1965E) 58-66 1966

266 A URTS,S. : Contribution à l'anatomie comparée et à la systématique des Mormyroides.
Mem.Acad.d'outre-mer,Sci.nat.med. 17,(3) 90pp. 1967

267 C PAUL,D. : Zur Signalverarbeitung im elektrischen Empfangsorgan des schwachelektrischen Fisches Gnathonemus petersii (Mormyriformes, Teleostei).
Z.vergl.Physiol. 76, 193-203 1972

268 S PIMENTEL DE SOUZA, F.: Analyse des autoactivités des électrorécepteurs d'un Mormyre et de leur "stabilité"
J.Physiol., 61, 266 1969

269 S PIMENTEL DE SOUZA, F.: Régulation de l'autoactivité des électrorécepteurs du Mormyre, Gnathonemus petersii.
C.R.Acad.Sc.Paris, 272, 2465-2467 1971

270 S PIMENTEL DE SOUZA,F. : Origins of the spontaneous receptor potential in the tuberous organ in a mormyrid fish.
Gen.Pharmac., 7, 141-143 1976

271 S PIMENTEL DE SOUZA,F. : Regulation of the electroreceptor potential frequency by the elctric discharge of Gnathonemus petersii.
J.comp.Physiol. 111, 115-125 1976

272 T POLL,M. et TAVERNE,L. : Description d'une espèce nouvelle de Hyomyrus du Bas-Congo.
Revue Zool.Bot.afr. 76,(1-2) 83-91 1967

273 T POLL,M. : Aspects nouveaux de la faune ichtyologique du Congo belge.
Bull.Soc.zool.France 84,259-271 1959

274 C PUSH,S. and MOLLER,P. : Spatial aspects of electrolocation in the mormyrid fish, Gnathonemus petersii.
J.Physiol.,Paris 75, 355-357 1979

275 S QUINET,P. : Etude systématique des organes sensoriels de la peau des mormyriformes (Pisces, mormyriformes).
Ann.Mus.roy.Afr.centr.,sc.zool. 190 97pp 1971

276 T REIZER,C. : Revision systematique et raciation des Mormyrus de l'Afrique centrale.
Annls Mus.r.Afr.cent. (Sci.zool.) 133, 1-60 1964

277 T REIZER,C., MATTEI,X. et CHEVALIER,J.L. : Contributions à l'étude de la faune ichthyologique du bassin du fleuve Sénégal. III. Mormyridae
Bull.I.F.A.N. 35, 665-704 1973

278 S ROTH, A.: Propriétés fonctionnelles et morphologiques des différents organes de la ligne latérale des Mormyridés
J.Physiol.,59, 486 1967

279 S ROTH, A. et SZABO, T.: Corrélations entre potentiels locaux et propagés au niveau d'un organe sensoriel
J.Physiol., 59, 290 1967

280 S ROTH,A. and SZABO,T. : The effect of sensory nerve transsection on the sensory cells and on the receptor potential of the tuberous (Knollen) organ in mormyrid fish (Gnathonemus sp.).
Z.vergl.Physiol. 62, 395-410 1969

281 S ROTH, A. and SZABO, T.: Qualitative analysis of the effect of thermal stimuli on the spontaneous activity of tuberous (Knollen-) organs in Gnathonemus sp., Mormyridae, Pisces.
J.exp.Biol., 52, 707-719 1970

282 S ROTH,A. and SZABO,T. : The receptor potential and its functional relationship to the nerve impulse analysed in a sense organ by means of thermal and electric stimuli.
J.comp.Physiol. 80, 285-308 1972

283 N RUSSELL,C.J. : Single unit and evoked response in the valvula of a mormyrid fish.
Proc.I.U.P.S. 13, 646 1977

284 C RUSSELL,C.J. and BELL,C.C. : Medium receptor mediation of the echo response, an electrical interaction between mormyrid fish.
2nd annual meeting of Society for Neuroscience, 1972

285 C RUSSELL,C.J. and BELL,C.C. : Short-distance electrical interaction in a mormyrid fish.
2nd ann. meeting of Society for Neuroscience 1972

286 N RUSSELL,C.J. and BELL,C.C. : Neuronal responses to electrosensory input in the mormyrid valvula cerebelli.
J.Neurophysiol. 41, 1495-1510 1978

287 C RUSSELL,C.J., MYERS,J.P. and BELL,C.C. : The echo response in Gnathonemus petersii (Mormyridae).
J.comp.Physiol. 92, 181-200 1974

288 C SANGER, K. : Anderungen der Entladunsfrequenzen des elektrischen Organs bei Verschieden Verhaltensweisen eines Nilhechtes (Gnathonemus petersii).
Experientia 23, 868 1967

289 C SANGER,K. : Ein Beitrag zur Klarung der Rolle der Entladungen des elektrischen Organs in Verhalten von Gnathonemus petersii (Gthr.1862)(Mormyriformes, Teleostei).
Wien, Smn 180,2 29-47 1972

290 R SCHEICH,H. and BULLOCK,T.H. : The detection of electric fields from electric organ. In: Handbook of sensory physiology iii-3 (Fessard A. ed.)
Berlin, Heidelberg, New York : Springer pp300-375 1974

291 N SCHLEGEL,P. : Activities of rhombencephalic units in Mormyrid fish.
Exp.Brain Res. 19, 300-313 1974

292 C SCHLEGEL,P. : Elektroortung bei schwachelektrischen Fischen : Verzerrungen des elektrischen Feldes von Gymnotus carapo und Gnathonemus petersii durch Gegenstande und ihre Wirkungen auf afferente Aktivitaten.
Biol.Cybernetics 20, 197-212 1975

293 N SCHLEGEL, P. et SERRIER, J.: Activités de neurones rhombencéphaliques impliqués dans l'électroréception chez Gnathonemus petersii, poisson électrique à décharge de basse fréquence
J.Physiol., 61, 401-402 1969

294 C SERRIER,J. : Comportement électrique de Gnathonemus petersii : influence des paramètres intensité et durée d'une stimulation électrique artificielle.
J.Physiol.,Paris 65(3), 503a 1972

295 C SERRIER,J. : Comportement électrique de Gnathonemus petersii : modifications caractéristiqués provoquees par un choc électrique unique.
J.Physiol.,Paris 65(2),302-303 1972

296 C SERRIER,J. : Modifications instanéanees du rythme de l'activité électrique d'un mormyre, Gnathonemus petersii, provoquées par la stimulation électrique artificielle de ses électrorécepteurs.
J.Physiol.,Paris 66, 713-728 1973

297 C SERRIER,J. : Comportement électrique d'un mormyridé (Pisces) : influence des stimulations électriques naturelles sur le rythme dés decharges.
J.Physiol.,Paris 69(2), 208 a 1974

298 C SERRIER,J. : Rythmes de décharge electrique chez des mormyres en conditions expérimentales.
Thèse Paris VI 1974

299 C SERRIER,J. : Control of electric organ discharge (EOD) rate in mormyrids (Pisces).
Exp.Brain Res. 23 sup., 180 1975

300 C SERRIER,J. : Electroperception related to electric organ discharge (EOD) rate in mormyrids (Pisces).
Proc.I.U.P.S. 13, 686 1977

301 C SERRIER, J.: Electric organ discharge (EOD) specificity and social recognition in mormyrids (Pisces)
Neurosc. Letters Sup3, s62 1979

302 C SERRIER, J.: Comportement électrique des mormyridés (Pisces): la réponse rapide.
J.Physiol., Paris, 75, 67a 1979

303 C SERRIER,J. et MOLLER, P.: Habituation dans un comportement social des Mormyridés (Pisces).
J.Physiol., Paris, 75, 94a-95a 1979

304 C SERRIER,J. and MOLLER, P.: Social behaviour in mormyrid fish (Mormyriformes, Pisces): short and long-term changes associated with repeated interactions.nI Adv. Physiol. Sc. vol. 31. Sensory Physiology of Aquatic lower vertebrates (Szabo,T. and Czeh,G. eds.) pp.221-233
Oxford and New York, Pergamon Press 1981

304b C SQUIRE,A. and MOLLER,P. : Effects of water conductivity on electrocommunication in the weak electric fish Brienomyrus niger (Mormyriformes).
Anim.,Behav., 30, 375-382 1982

305 A SRIVASTAVA,C.B.L. : Morphological evidence for electrical synapse of gap junction type in anotner vertebrate receptor.
Experientia 28, 1029-1030 1972

306 A SRIVASTAVA, C.B.L.: Studies on morphological aspects of certain receptors and electric organs of some weakly electric fishes
Thèse Dr. ès Sciences, Allahabad University, pp. 239 1975

307 A SRIVASTAVA, C.B.L.: Evidence for receptor nerve endings in tendons and related tissues of an electric teleost, Gnathonemus petersii
Arch.Anat.Micr.Morphol.exp., 66, no 4, 253-261 1978

308 A SRIVASTAVA, C.B.L.: Occurrence of sensory nerve endings (stretch receptors) in the muscles of a teleost, Gnathonemus petersii
Nat.Acad.Sci.Letters, 2, no 5, 199-202 1979

309 S STEINBACH,A.B. and BENNETT,M.V.L. : Effects of divalent ions and drugs on synaptic transmission in phasic electroreceptors in a mormyrid fish.
J.gen.Physiol. 58, 580-598 1971

310 S STEINBACH,A.B. and BENNETT,M.V.L. : Presynaptic actions of Ca and Mg and postsynaptic actions of glutamate at a sensory synapse.
Biol.Bull. 141, 403 1971

310b S STIPETIC,E. : Uber das Genororgan der Mormyriden.
Z.vergl.Physiol., 26, 740-752 1939

311 A SZABO,T. : Anatomo-physiologie comparée de divers organes électriques et de leurs centres nerveux de commande.
Thèse Paris 1957

312 A SZABO, T.: Un noyau particulier dans la formation réticulée bulbaire de certains poissons électriques de la famille des Mormyridés
Arch.Anat.Micr.Morphol.Exp., 46, 91-92 1957

313 A SZABO, T.: Un centre bulbaire particulier chez deux types différents de poissons électriques de la famille des Mormyridés.
C.R.Acad.Sci., Paris, 244, 1265-1267 1957

314 A SZABO, T.: Observations sur la forme de l'électroplaque et son type d'innervation chez quelques Mormyridés, poissons électriques.
C.R.Ass.Anat. Leyde 1957

315 A SZABO, T.: Le muscle d'origine de l'organe électrique d'un Mormyre (Gnathonemus senegalensis elongatus).
Z. Zellforsch., 47, 77-79 1957

316 A SZABO, T.: Structure intime de l'organe électrique de trois Mormyridés
Z. Zellforsch., 49, 33-45 1958

317 A SZABO, T.: Anatomo-physiologie des centres nerveux spécifiques de quelques organes électriques. In: Bioelectrogenesis. (Chagas,C. and Paes de Carvalho,A.,eds.) pp185-201
Amsterdam: Elsevier 1961

318 AR SZABO, T.: Les organes électriques des Mormyridés. In: Bioelectrogenesis. (Chagas,C. and Paes de Carvalho,A.,eds.) pp20-24
Amsterdam: Elsevier 1961

319 A SZABO,T. : Development of the electric organ of Mormyridae.
Nature Lond. 188,(4752) 760-762 1960

320 A SZABO,T.:Rapports ontogénétiques entre l'organe électrique, son innervation et sa commande encéphalique (Mormyrus rume)
Z. Zellforsch., 55, 200-203 1961

321 A SZABO,T. : Une forme particulière d'électroplaque chez les Mormyridés.
C.r.Acad.Sci. Paris 254, 735-737 1962

322 S SZABO,T. : Spontaneous electrical activity of cutaneous receptors in Mormyrids
Nature Lond. 194, 600-601 1962

323 R SZABO,T.: Elektrorezeptoren und Tätigkeit des elektrischen Organs des Mormyriden.
Naturwiss., 50, 447 1963

324 R SZABO,T. : Activity of peripheral and central neurons involved in electroreception. In: Lateral line detectors (Cahn,P.ed.) pp.295-311
Bloomington: Indiana University press 1967

325 S SZABO, T.: Analyse morphologique et fonctionnelle de l'épithélium sensoriel d'un mécanorécepteur.
Actualités Neurol., 6, 131-147 1968

326 S SZABO, T.: Uber eine bisher unbekannte Funtion der sog. ampullären Organe bei Gnathonemus petersii
Z.vergl.Physiol., 66, 164-175 1970

327 R SZABO,T. : Orientierungsmechanismen bei elektrischen Fischen.
Fortschr.zool. 21, 190-210 1973

328 R SZABO,T. : Anatomy of the specialized lateral line organs of electroreception. In: Handbook of sensory physiology iii-3 (Fessard A. ed.) pp.13-58
Berlin, Heidelberg, New York : Springer 1974

329 R SZABO, T.: Central processing of messges from tuberous electroreceptors in Teleosts. In: Electroreceptors and other specialised receptors in lower verteorates. Handbook of Sensory Physiology III/3 (Fessard,A.,ed.) pp.95-124
Springer Verl., Berlin, Heidelberg, New York 1974

330 N SZABO, T.: Codage de fréquence par voie sensorielle rapide chez les poissons électriques à faible décharge.
J.Physiol. Paris, 69 (2), 301 A 1974

331 R SZABO,T. :Les poissons électriques
La Recherche 63 1976

332 S SZABO,T. et BARETS, A.: Organe cutané particulier des Mormyridés (Mormyromaste)
C.R.Acad.Sci., Paris, 257, 1361-1363 1963

333 S SZABO,T. et BARETS, A.: Sur les organes cutanés des Mormyridés.
2ème réunion Européenne d'Anatomie, Bruxelles 1963

334 S SZABO,T. et BARETS. A.: Etude comparative d'ultrastructure de la jonction cellule sensorielle-nerf
Bull.Ass.Anat., 2, 427-428 1963

335 S SZABO,T. et FESSARD, A.: Propriétés de certains récepteurs cutanés des Mormyridés.
J. Physiol., 55, 334 1963

336 S SZABO,T. and FESSARD, A.: Rhythmic potentials obtained from fish skin
23th Int. Cong. Physiol. Sci., Tokyo 1965

337 S SZABO, T. et FESSARD, A.: Le fonctionnement des électrorécepteurs étudiés chez les mormyres
J. Physiol., 57, 343-360 1965

338 N SZABO, T. et HAGIWARA, S.: Le fonctionnement de certains électrorécepteurs
J.Physiol., 57, 707-708 1965

339 N SZABO, T. et HAGIWARA, S.: Effets de déphasage au niveau d'organes sensoriels participant au mécanisme d'électrolocation
J.Physiol., 267-268 1966

340 S SZABO, T. et ROTH, A. : Comportement des potentiels propagés dépendant de la modulation des potentiels récepteurs autoactifs des "Knollenorgane"
C.R.Acad.Sci., Paris, 265, 807-1509 1967

341 N SZABO, T. and HAGIWARA, S.: A latency-change mechanism involved in sensory coding of electric fish (Mormyrids)
Physiol. and Behav., 2, 332-335 1967

342 A SZABO,T. and RAVAILLE, M.: Synaptic structure on the lateral line lobe nucleus in mormyrid fish
Neurosc. Letters, 2, no 3, 121-127 1976

343 S SZABO,T., FESSARD, A. et SOCKLING, E.E.: Sur une forme particulière d'activité des récepteurs de la ligne latérale.
J. Physiol., 55, 335 1963

344 R SZABO, T., BAUER, R.und MOLLER, P.: Elektrische Sinneswahrnehmungen und Verhalten elektrischer Fische.
Naturwiss., 60, 10-18 1973

345 N SZABO, T., SAKATA, H. and RAVAILLE, M.: An electrotonically coupled pathway in the central neuron system of some teleost fish, Gymnotidae and Mormyridae
Brain Res., 95, 459-474 1975

346 N SZABO,T., ENGER,P. and LIBOUBAN,S. : Electrosensory systems in the mormyrid fish, Gnathonemus petersii : Special emphasis on the fast conducting pathway.
J.Physiol.,Paris 75, 409-420 1979

347 T TAVERNE,L. : Le squelette caudal des Mormyriformes et des Osteoglossomorphes.
Bull.Acad.r.Belg.Cl.Sci. 53,(6) 663-678 1967

348 T TAVERNE,L. : Ostéologie du genre Gnathonemus gill sensu stricto (Gnathonemus petersii(Gthr) et espèces voisines).(Pisces,Mormyriformes).
Ann.Mus.roy.Afr.centr. ,sc.zool 170, 91pp. 1968a

349 T TAVERNE,L. : Ostéologie du genre Campylomormyrus Bleeker (Pisces,mormyriformes).
Ann.Soc.roy.zool.Belg. 98(3), 147-188 1968b

350 T TAVERNE,L. : Note sur la systématique des poissons mormyriformes
Rev.zool.bot.Afr. 84,1/2,99-110 1971a

351 T TAVERNE,L. : Ostéologie des genres Marcusenius Gill, Hippopotamyrus Pappenheim, Pollimyrus Taverne et Brienomyrus Taverne (Pisces,mormyriformes).
Ann.Mus.roy.Afr.centr.,sc.zool, 188, 144pp. 1971b

352 T TAVERNE,L. : Ostéologie des genres Mormyrus Linne, Mormyrops Muller, Hyperopisus Gill, Isichthys Gill, Myomyrus Boulenger, Stomatorhinus Boulenger et Gymnarchus Cuvier. Considérations générales sur la systématique des poissons de l'ordre des mormyriformes.
Ann.Mus.roy.Afr.centr.,sc.zool 194, 1974

353 T TAVERNE,L. et GERY,J. : Un nouveau genre de Mormyridae (Poissons Ostéoglossomorphes) : Boulengeromyrus knoepffleri gen.sp.nov.
Rev.Zool.Bot.Afr. 78, 98-106 1968

354 T TAVERNE,L. et GERY,J. : Un nouveau genre de Mormyridae du Gabon, Ivindomyrus opdenboschi gen.nov.sp.nov. (Pisces Ostéoglossomorphes).
Rev.Zool.afr. 89, 555-563 1975

355 T TAVERNE,L. THYS VAN DEN AUDENAERDE,D. et HEYMER,A. : Marcusenius paucisquamatus et Marcusenius conicephalus, deux espèces nouvelles du sud du Cameroun et du nord du Gabon (Pisces, Mormyridae).
Rev.Zool.afr. 90, 872-1582 1976

356 T TAVERNE,L. THYS VAN DEN AUDENAERDE,D., HEYMER,A. et GERY,J. : Brienomyrus longicaudatus et Brienomyrus curvifrons, deux espèces nouvelles du nord du Gabon (Pisces, Mormyridae).
Rev.Zool.afr. 91, 200-208 1977

357 T TAVERNE,L. THYS VAN DEN AUDENAERDE,D. et HEYMER,A. : Paramormyrops gabonensis nov.gen., nov.sp. du nord du Gabon (Pisces, Mormyridae).
Rev.Zool.afr. 91, 634-640 1977

357b C TEYSSEDRE,C. and MOLLER,P. : The optomotor response in weak electric fish mormyrid : can they see?
Z.Tierpsychol. in press 1982

358 C TOERRING,M.J. : Comportement exploratoire moteur et électrique de Mormyridés : Une approche éthologique de l'électrolocation.
Thèse 3cycle Universite de PARIS VI, Paris 1979

359 C TOERRING,M.J.and SERRIER,J. : Influence of water temperatures on the electric organ discharge (EOD) of the weakly electric fish Marcusenius cyprinoides (Mormyridae).
J.Exp.Biol. 74, 133-150 1978

360 C TOERRING,M.J. and BELBENOIT P. : Motor programmes and electroperception in mormyrid fish.
Behav.Ecol.Sociobiol. 4, 369-379 1979

361 R VIANCOUR,T.A. : Peripheral electrosense physiology : Recent findings.
J.Physiol.,Paris 75, 321-333 1979

362 A WERNS,S. and HOWLAND,H.C. : Size and allometry of the saccula air bladder of Gnathonemus petersii (PISCES, Mormyridae) : Implications for hearing.
Copeia 1976, 200-202 1976

363 R WESTBY,G.W.M. : Communication and jamming avoidance in electric fish.
Trends NeuroSci. 4, 205-210 1981

364 C WESTBY,G.W.M. and KIRSCHBAUM,F. : Emergence and development of the electric organ discharge in the mormyrid fish, Pollimyrus isidori. i.The larval discharge.
J.comp.Physiol. 122, 251-271 1977

365 C WESTBY,G.W.M. and KIRSCHBAUM,F. : Emergence and development of the electric organ discharge in the mormyrid fish, Pollimyrus isidori. ii.Replacement of the larval by the adult discharge.
J.comp.Physiol. 127, 45-59 1978

366 C WESTBY,G.W.M. and KIRSCHBAUM,F. : Sex differences in the waveform of the pulse-type electric fish, Pollimyrus isidori
J.comp.Physiol, 145, 1982

367 T WHITEHEAD,P.J.P. : A new species of Synodontis (PISCES, Mochocidae) and notes on a mormyrid fish from the eastern rivers of Kenya.
Revue Zool.Bot.afr. 65,(1-2) 97-120 1962

368 T WHITEHEAD,P.J.P. and GREENWOOD,P.H. : Mormyrid fishes of the genus Petrocephalus with a redescription of Petrocephalus gliroides (Vinc.).
Revue Zool.Bot.afr. 60,(3-4) 283-295 1959

369 N ZIPSER,B. : The electrosensory system of mormyrid.
New York Med.Yeshiva Univ. Ph.D. thesis 1971

370 N ZIPSER,B. and BENNETT,M.V.L. : Responses of cells of posterior lateral line lobe to activation of electroreceptors in a mormyrid fish.
J.Neurophysiol. 39, 693-712 1976

371 N ZIPSER,B. and BENNETT,M.V.L. : Interaction of electrosensory and electromotor signals in lateral line lobe of a mormyrid fish.
J.Neurophysiol. 39, 713-721 1976

SERRIER Jacques

Sujet COMPORTEMENT ELECTRIQUE DES MORMYRIDAE (PISCES):
ELECTROGENESE EN REPONSE A UN SIGNAL EXOGENE

Résumé Ce mémoire porte sur l'utilisation de la faible décharge électrique et du système électrosensoriel dans les interactions sociales entre poissons de la famille des mormyridés.

Des observations en milieu naturel ont conduit à élaborer un modèle comportemental pour une expérimentation en laboratoire sur des individus isolés. Des signaux électriques artificiels, conduits par un miniordinateur, sont émis à proximité du poisson. L'emploi d'un seul signal permet d'évoquer différents types de variations du rythme de décharge (réponses électrogènes). Le répertoire des réponses de base est comparable quelque soit l'espèce utilisée.

L'étude systématique des réponses est présentée pour une espèce, en se basant sur deux des paramètres du signal analysables par le poisson : l'amplitude et la relation temporelle avec son propre rythme. Chaque réponse est examinée et discutée en fonction des mécanismes nerveux (sensoriels, centraux et moteurs) qui y président. Les informations portées et l'utilisation comportementale possible sont discutées pour chaque type de réponse et reprises, en conclusion, dans une application au modèle comportemental utilisé.

Mots Clés Comportement électrique, communication sociale, mormyridae.